L. Mu bae

EMBRYOLOGISCHE STUDIEN

AN

MEDUSEN.

EIN BEITRAG ZUR GENEALOGIE DER PRIMITIV-ORGANE.

VON

ELIAS METSCHNIKOFF.

MIT 9 HOLZSCHNITTEN UND EINEM ATLAS

ENTHALTEND

12 LITHOGRAPHIRTE TAFELN.

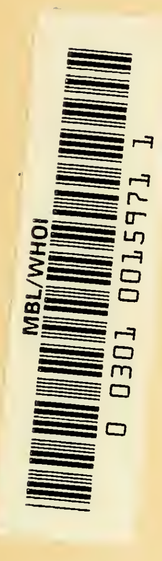


WIEN 1886.

ALFRED HÖLDER

K. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER

I. ROTHENTHURMSTRASSE 15.


MBL/WHOI
0 0301 0015971 1



EMBRYOLOGISCHE STUDIEN

AN

MEDUSEN.

EIN BEITRAG ZUR GENEALOGIE DER PRIMITIV-ORGANE.

VON

ELIAS METSCHNIKOFF.

MIT 9 HOLZSCHNITTEN UND EINEM ATLAS

ENTHALTEND

12 LITHOGRAPHIRTE TAFELN.

WIEN 1886.

ALFRED HÖLDER

K. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER

I. ROTHENTHURMSTRASSE 15.

VORWORT.

Bei Gelegenheit meiner Untersuchungen an Spongillen im Jahre 1876 suchte ich mir einen Begriff über die genealogischen Stufenfolgen des Verdauungsapparates zu bilden, und da ich mich nicht auf den Standpunkt der Gastraea-Theorie stellen konnte, versuchte ich, auch über die Urzustände der Metazoen überhaupt eine hypothetische Vorstellung zu gewinnen. Diesen Zweck verfolgend, machte ich weitere Beobachtungen über einige Spongien, die ich in meinen „Spongiologischen Studien" im Jahre 1879 niederlegte. Die dabei gewonnenen Resultate dienten für mich als Programm zu weiteren Untersuchungen, welche sich zum Theil auf die Entwicklung niederer Thiere, zum Theil aber auf die Vorgänge der intracellulären Verdauung bezogen. Nachdem ich in den letzten Jahren einige Ergebnisse über den physiologischen Theil meines Programms veröffentlichte, gedenke ich jetzt die Resultate meiner embryologischen Untersuchungen über Medusen (welch letztere mir als vorzugsweise geeignet für die genealogische Erforschung des Entoderms schienen) zu publiciren.

Da ein Theil meiner Arbeit auf zoologischen Stationen in Neapel und Triest ausgeführt wurde, so halte ich es für eine angenehme Pflicht, dem Vorstand derselben, den Herren Professoren A. Dohrn und C. Claus, sowie dem Herrn Inspector Gräffe öffentlich meinen Dank auszusprechen. Auch bin ich Herrn Dr. J. Barrois, Director der zoologischen Station in

Villafranca, für seine mir mehr als einmal geleistete Hilfe sehr verbunden.

Schliesslich sage ich meinen Dank dem Herrn Verleger A. v. Hölder für die Opfer, die er bei der Veröffentlichung der vorliegenden Arbeit bereitwillig getragen hat.

Odessa, den 11. 23. Februar 1886.

El. Metschnikoff.



INHALTS-VERZEICHNISS.

Seite

Einleitung: Historischer Ueberblick. Erste oder zoologische Periode von Cavolini bis Al. Agassiz (1785—1865). Zweite oder embryologische Periode von Kowalevsky bis Götte (1868—1885). Untersuchungstechnik 1

Erstes Capitel: Das Ei und seine Befruchtung. Form, Grösse, Durchsichtigkeit und Färbung des Eies. — Zeit des Eierlegens. — Entwicklung des Eierstocks-Eies. — Reifung des Eies. — Structur des abgelegten Eies. — Befruchtung 22

Zweites Capitel: Die drei ersten Furchungsstadien. Variationen der ersten Furchung. — Ringförmige und schneidende Furchen. — Zweite meridionale Furchung. — Centripetale und centrifugale Furchen. — Dritte Furchung 34

Drittes Capitel: Spätere Furchungsstadien und Entodermbildung. Vierte Furchung. — Blastulastadium und Entodermbildung bei Tubulariiden und Campanulariiden. — Vorzeitige Differenzirung bei Laodice. — Entodermbildung bei Geryoniden und Aglauriden. — Entodermbildung bei Aeginiden. — Variationen dieses Processes bei *Polyxenia leucostyla.* — Gastrulation bei Acraspeden. — Entodermbildung bei Hydropolypen. — Typen und Untertypen der Entodermbildung verschiedener Medusen 45

Viertes Capitel: Larven metagenetischer Medusen und deren Verwandlung. 1. Craspedoten. — Bau der Larven. — Zwei Typen der Verwandlung. — Polypenformen und deren systematische Beziehungen. — 2. Nausithoëlarven und deren Verwandlung 72

Fünftes Capitel: Larven der hypogenetischen Medusen. Geryoniden. — Aglauralarven und deren Verwandlung in sogenannte *Trachynema ciliatum* Geg. — Bemerkungen über die Larven von *Pelagia noctiluca* . . 89

Sechstes Capitel: Sporogonie und Knospung von *Cunina proboscidea* Metschn. Historisches über „innere" und äussere Knospung der Cuninen. — Ueber die Geschlechtsproducte von *C. proboscidea.* — Auswanderung amöboider Geschlechtszellen und Theilung derselben. — Sporogonie und

Seite

Knospung. — Dimorphismus der *C. proboscidea.* — Verwandte Formen. — Analogie zwischen Sporogonie der Cuninen mit derjenigen der Trematoden und mit der Paedogenesis von Miastor 102

Siebentes Capitel: Genealogische Betrachtungen. Zur Geschichte der Keimblätterlehre. — Hypothesen über die Abstammung der Metazoen. — Genealogische Bedeutung der drei ersten Furchungsstadien. — Entodermbildung. — Bemerkungen über Gastraea-, Planula- und Plakula-Theorien. — Aufstellung der Phagocytella-Theorie. — Erwiderung auf einige Einwände. — Verwandtschaft der Phagocytella mit *Turbellaria Acoela.* — Rückschlüsse auf die Theorie eines schlitzförmigen Blastopors. — Zur Genealogie des Afters. — Genealogisches über Mesodermbildung 126



EINLEITUNG.

Obwohl es nicht in meiner Absicht liegt, eine Monographie der Medusenentwicklung zu liefern, so halte ich es doch nicht für überflüssig, mit einem kurzen historischen Ueberblick über die bisherigen Leistungen auf dem betreffenden Gebiete anzufangen. Da nun die ersten Perioden der Geschichte der Medusenembryologie unzertrennbar mit der Lehre über die Entwicklung der Hydropolypen verbunden sind, so muss ich nothwendigerweise auch über die letzteren einige einleitende Bemerkungen einschalten.

Es ist gerade ein Jahrhundert verflossen, seitdem die ersten Kenntnisse über einige allgemeine Erscheinungen aus der Entwicklungsgeschichte der Hydropolypen in die Wissenschaft eingeführt wurden. Cavolini[1]) gab die Beschreibung von „Eiern" bei mehreren Repräsentanten dieser Gruppe und beobachtete, dass sie sich in besonderen „Eierstöcken" bilden, um dann selbständig auszuschlüpfen. Er konnte auch Einiges über die Weiterentwicklung solcher Eier mittheilen, wobei er betonte, dass dieser Process eine grosse Aehnlichkeit mit der Entwicklung der Knospen aufweist. Die von Cavolini gegebenen, überhaupt recht guten Abbildungen lassen daran erkennen, dass seine „Eierstöcke" zum Theil Gonangien, zum Theil aber Gonophoren sind, dass ferner die von ihm als „Eier" in Anspruch genommenen Gebilde fast ausschliesslich fertige Larven repräsentiren. Eine Ausnahme machen die „Eier" seiner *Sertolaria geniculata*, welche, wie die betreffenden Abbildungen (Taf. VIII, Fig. 3, 4) deutlich zeigen, die Medusenbrut von Obelia darstellen. Cavolini hat somit die Production der Medusen auf Hydroidenstöcken bereits beobachtet, nur wusste er nicht die von ihm wahrgenommenen Verhältnisse richtig zu deuten und suchte dieselben an die

[1]) Memorie per servire alla Storia di Polypi marini. Napoli 1785.

sonstigen Entwicklungserscheinungen der niederen Thiere anzupassen. Auch bei anderen Zoologen des vorigen Jahrhunderts (wie z. B. bei Pallas) finden wir Angaben über Hydroideneier, welche nur beiläufig gemacht wurden und sich auf verschiedenartige Gebilde bezogen. Sogar die so auffallenden Eier des Süsswasserpolypen wurden längere Zeit falsch gedeutet.

Es verging eine lange Zeit, bis man die ersten Kenntnisse in der Entwicklungsgeschichte der Medusen und Hydropolypen erwarb. Die Arbeiten aus den letzten Jahren des vorigen und des ersten Viertels des gegenwärtigen Jahrhunderts, wie solche von Esper, Péron und Lesueur, Lamarck u. A., brachten nur systematisches Material zusammen, ohne die Entwicklungsgeschichte der genannten Thiergruppen auch nur einigermassen weiter zu fördern. Erst im Jahre 1829 wurde eine wichtige Entdeckung gemacht, welche zwar nicht sofort für die Entwicklungsgeschichte der Medusen verwerthet worden war, trotzdem aber den ersten Grundstein einer solchen bildete. Unter mehreren neuen Seethieren fand Michael Sars,[1]) Candidat der Theologie in Bergen, ein polypenförmiges Wesen auf, welches er als *Scyphistoma filicorne* bezeichnete, und noch eine merkwürdigere Form — *Strobila octoradiata* Sars —, welche er für ein Bindeglied zwischen den festsitzenden Zoophyten und Medusen ansah, da sich bei ihr von einem polypenförmigen Körper kleine medusenähnliche, frei schwimmende Thiere ablösten. Bei der Verfolgung seiner Untersuchungen kam Sars[2]) zur Ueberzeugung, dass Scyphistoma ein blosser Jugendzustand der Strobila sei, welcher ephyraähnliche Medusen producirt, die wahrscheinlich ebenfalls nur unentwickelte Stadien einer anderen Qualle repräsentirten. Bald darauf bestätigte Sars[3]) die letztere Vermuthung, indem er zum Schlusse gelangte, dass die von Strobila erzeugten Thiere sich in *Medusa aurita* verwandelten.

Bevor aber die letztere Entdeckung in die Oeffentlichkeit gelangte, versuchten Ehrenberg und v. Siebold auf directem Wege die Aufgabe der Medusenentwicklung zu lösen. Der Erstere[4]) fand die Eierstöcke der *Medusa aurita* auf und ver-

[1]) Bidrag til Söedyrenes Natur-Historie I. Bergen 1829. Uebers. in Oken's Isis 1833, Heft 3, p. 221.

[2]) Beskrivelser or Jagttagelser over nogle maerkelige eller nye i Havet ved den Bergenske Kyst levende Dyr. Bergen 1835. Bericht im Archiv f. Naturgeschichte 1836. Bd. II, p. 197.

[3]) Zur Entw. d. Mollusken und Zoophyten. Arch. f. Naturg. 1837, Bd. I p. 406.

[4]) Vorl. Mitth. einiger bisher unbekannter Structurverhältnisse bei Acalephen und Echinodermen. Archiv für Anat. u. Physiol. 1834, p. 562 und über die Aca-

folgte die Eier in den Armtaschen, worin er „dreierlei sehr verschiedene, sonderbare Formen“ constatirte. Einige Eier waren „wie Brombeeren gestaltet“, während andere „kleine, dicke, blassviolette Scheiben vorstellten, die einer kleinen Meduse ohne Fangarme und Nahrungscanäle glichen“. Da Ehrenberg die Männchen nicht erkannte, so äusserte er die Vermuthung, dass als solche einige in den Armtaschen gefundene mikroskopische Formen fungirten, dass also nur Weibchen zu ausgewachsenen Medusen sich gestalteten. Bald jedoch wurde der richtige Sachverhalt durch v. Siebold [1]) erkannt, welcher die männlichen Zeugungsstoffe auffand und zugleich constatirte, dass die in die Armtaschen gelangenden Eier sich furchen und infusorienartige Embryonen liefern. „Die vorhin erwähnten Durchfurchungen des Dotters — sagt v. Siebold — sind mit nichts Anderem zu vergleichen, als mit jenen von Prevost und Dumas zuerst beobachteten und neuerlichst öfters zur Sprache gebrachten Furchungen der Froscheier. Aehnliche Furchungen haben die Dotter der Nematoideen vor der Entwicklung des Embryo zu erdulden.“ Durch diese Zusammenstellung wurde der erste Anhaltspunkt für eine vergleichende embryologische Auffassung der frühesten Entwicklungserscheinungen verschiedenartiger Thiere gewonnen. Die infusorienartigen Embryone hielt v. Siebold anfangs für junge Quallen, was offenbar einen gewissen Einfluss auf seine Angaben über den Bau dieser Embryone ausübte. Später [2]) konnte er sich jedoch selber überzeugen, dass die letzteren in einen festsitzenden hydraähnlichen Zustand übergehen, den er indessen noch nicht für die Sars'sche Strobila anerkennen wollte. Erst allmälig [3]) wurde es sicher festgestellt, dass die schwimmenden Larven der *Medusa aurita* sich in Strobila verwandelten, welch letztere ephyraähnliche Medusen producirten, die sich schliesslich zur ursprünglichen Quallenform heranwuchsen. Diese Resultate wurden noch durch die Entdeckung eines ähnlichen Entwicklungsmodus bei Cyanea durch Sars und durch die unabhängig gemachten Beobachtungen

---

lephen des rothen Meeres, Abhandl. der k. Akad. zu Berlin aus dem Jahre 1835. Berlin 1837, p. 196.

[1]) Ueber die Geschlechtsorgane der *Medusa aurita*, Froriep's Notizen, September 1836, Nr. 1081, (Bd. L, N. 3) p. 33—35.

[2]) Die Jungen der *Medusa aurita*, Froriep's neue Notizen, November 1838, Nr. 166 (Bd. VIII, N. 12) p. 177—180.

[3]) K. Siebold. Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere, 1839. I. Ueb. *Medusa aurita* p. 1—35 und Sars. Ueb. die Entw. d. *Medusa aurita* u. *Cyanea capillata*, Arch. f. Naturg. 1841, Bd. I, p. 9.

Dalyell's[1]) an Scyphistoma und Strobila *(Hydra tuba)* verstärkt.

Noch langsamer erfolgte die Erkenntniss der complicirten Entwicklungserscheinungen bei Hydromedusen, wo die Sache dadurch verwickelter wurde, dass in dieser Gruppe eine grössere Mannigfaltigkeit herrscht. Rud. Wagner[2]) beobachtete im Jahre 1832 in Triest einen „hydrenähnlichen Polypen" — eine Podocoryne im Sinne späterer Autoren — und fand bei ihr eierhaltende Kapseln, welche mit vier „Hörnern" an dem freien Ende versehen waren. „Höchst merkwürdig blieben mir immer" — sagt R. Wagner — „die Bewegungen, die ganz denen der Medusen glichen, und wirklich hätte ich sie für kleine Quallen angesprochen, wenn sie nicht so viele Aehnlichkeit mit den festsitzenden Eierkapseln gehabt hätten und mit den Polypen vorgekommen wären." Lovèn[3]), welcher seine Beobachtungen zwei Jahre später veröffentlichte, untersuchte die als *Syncoryne Sarsii* von ihm bezeichnete Form mit ganz ähnlichen Eierkapseln und machte einen wesentlichen Schritt in der weiteren Verfolgung der Sache. Er erkannte die eierhaltigen Kapseln als weibliche Individuen, deren Gleichheit mit echten Medusen er betonte und deren Freiwerden er für wahrscheinlich hielt. Ausserdem führte er die Aehnlichkeit mit den entsprechenden Verhältnissen bei *Strobila octoradiata* Sars an, so dass eine Analogie zwischen Acalephen und Hydroidenentwicklung ihm bereits sehr wahrscheinlich erschien.

In derselben Abhandlung Lovèn's finden wir eine mustergiltige Darstellung der Entwicklungsvorgänge einer *Campanularia* (welche später als *Gonothyraea Loveni* bezeichnet wurde), welche von ihm im Ganzen als eine Metamorphose in Anspruch genommen worden sind. Er sah die jungen Eier mit Keimbläschen und Keimfleck und beobachtete die wurmförmigen Wimperlarven, welche von früheren Autoren einfach als bewegliche Eier erklärt wurden. Obwohl er bei der Beschreibung mehr auf die Lebensweise der Larven achtete, zeichnete er doch (a. a. O. Taf. VI, Fig. 14—18) die beiden Hauptblätter, wovon das erstere doppeltschichtig erschien. Das Festsetzen der Larve, deren Formumwandlung, sowie die Bildung des Hydrocaulus sind mit bewunderungswürdiger Genauigkeit beobachtet worden.

---

[1]) The Edinb. Philos. Journ. Bd. XXI, 1836.

[2]) Ueb. eine neue Art von nackten Armpolypen. Oken's Isis 1833, Heft 3, p. 256.

[3]) K. Svensk. Vetensk. Acad. Handb. 1835, p. 260, übers. im Arch. für Naturg. 1837, I, p. 249 u. 321.

Diese Arbeiten Lovèn's, sowie die früher referirten Untersuchungen von v. Siebold und Sars, welch letzterer bereits im Jahre 1841 die Parallele zwischen Medusen- und Salpenentwicklung aufstellte[1], bildeten somit die ersten Grundsteine, auf welchen Steenstrup[2] im nächstfolgenden Jahre seine berühmt gewordene Lehre über den Generationswechsel aufbaute. Auf Island fand er eine neue Coryne mit Medusenknospen, welche sich frühzeitig ablösten, um, nach der Vermuthung Steenstrup's, erst später Eier zu produciren. Indem er die Fortpflanzungs- und Entwicklungserscheinungen der Zoophyten mit analogen Processen bei anderen Wirbellosen und namentlich bei Trematoden unter einen Gesichtspunkt stellte, bezeichnete er die Hydropolypengeneration als geschlechtslose Ammen, welche erst die geschlechtlichen Medusen durch Knospung erzeugten. Obwohl man in neuerer Zeit die Meinung aussprach, dass die Lehre Steenstrup's keine Erklärung, sondern einfach eine Umschreibung der Thatsachen lieferte, so äusserte sie doch ihrerzeit einen desto grösseren Einfluss auf den Gang der Entwicklungsgeschichte, als sie manche Erscheinungen voraussagte und den Weg zu neuen Forschungen ebnete. Es lässt sich deshalb der Enthusiasmus, mit welchem sich v. Siebold[3] über die Lehre des Generationswechsels äusserte, leicht begreifen. Die einzige bedeutende Lücke in der Geschichte des Generationswechsels der Hydropolypen, nämlich die Ausbildung der „Amme" aus Meduseneiern wurde von Steenstrup *a priori* ausgefüllt; seine Voraussage ist auch kaum drei Jahre später durch Dujardin[4] bestätigt worden, welchem es gelang, obwohl in einer ziemlich oberflächlichen Weise, die Entwicklung des Hydropolypen-Stauridium aus den Eiern der Meduse Cladonema zu verfolgen.

Nachdem nunmehr im Ganzen der complicirte Cyklus der Medusenentwicklung aufgeklärt wurde, blieb es zunächst noch festzustellen, ob er sämmtlichen Repräsentanten eigenthümlich, oder ob er mehr oder weniger grossen Abweichungen, resp.

[1] „Die Salpen kommen darin mit den Acalephen überein, dass bei ihnen nicht die Larve, sondern deren Brut sich zu dem vollkommenen Thiere entwickelt; es ist nicht das Individuum, sondern es ist die Generation, welche sich metamarphosirt." (Arch. f. Naturg. 1841, I, p. 29).

[2] Ueb. d. Generationswechsel oder die Fortpflanzung u. Entwicklung durch wechselnde Generationen. Uebers. v. Lorenzen, Kopenhagen 1842.

[3] In seinem Referate im Arch. f. Naturg., 1843, Bd. II.

[4] Mémoire sur le développement des Méduses etc., Annales des sciences naturelles, III. Série, T. IV, 1845, p. 273.

Ausnahmen unterworfen ist. So entstand eine ganze Reihe Beobachtungen, die das empirische Material bald zu einem ansehnlichen Umfange vergrösserten. Wie es schon früher constatirt war, dass viele Hydropolypen sich direct, ohne freischwimmende Medusen zu liefern, entwickeln, so stellte sich auf der anderen Seite bald heraus, dass es auch Medusen gibt, welche sich aus Eiern bilden, ohne von einem Hydropolypen aufgeammt zu werden. Die ersten bezüglichen Beobachtungen sind von Joh. Müller[1]) angestellt worden. Er fand im Jahre 1851 freischwimmende Larven von *Aeginopsis mediterranea*, welche mit Wimperhaaren bedeckt waren und ihm deshalb als directe Abkömmlinge der aus Eiern entstandenen Embryone erschienen. Im nächstfolgenden Jahre sprach er[2]) sogar die allgemeine Behauptung aus, „dass ein Theil der Schirmquallen in dem Verhältniss des Generationswechsels zu Polypen steht, ein anderer Theil der Schirmquallen dagegen nur homogene Generation besitzt". Diese Schlussfolgerung konnte bald auf die Acalephen ausgedehnt werden, nachdem es Krohn[3]) gelang, junge Pelagiamedusen direct aus Eiern zu ziehen. Dieser Befund musste noch dadurch besonders auffallen, als *Pelagia noctiluca* sehr nahe verwandt mit *Chrysaora* ist, deren Generationswechsel durch die Untersuchungen von Dalyell[4]) und Busch[5]) festgestellt worden war.

Da es sich somit herausstellte, dass die Fortpflanzungs- und Entwicklungserscheinungen der Medusen ganz ausserordentlich variabel und mannigfaltig sind, so ist es begreiflich, dass die Aufmerksamkeit der Forscher sich lange Zeit auf der zoologischen Seite der Frage concentrirte, während die rein embryologischen Aufgaben fast gar nicht berücksichtigt wurden. Es entsand eine ganze Reihe von Untersuchungen,

---

[1]) Ueber eine eigenthümliche Meduse des Mittelmeeres und ihren Jugendzustand, Arch. f. Anat. u. Phys. 1851, p. 272, Taf. XI. Einige Jahre früher hat J. Müller junge Medusenlarven aus Nizza beschrieben (Abhandl. d. Akad. zu Berlin, Jahrg. 1849, p. 64, Taf. VII, Fig. 9—11), welche er später für junge Polyxenia anzunehmen geneigt war. Sie stellen indessen junge Aglaura dar und sind mit *Trachynema ciliatum* Geg. identisch.

[2]) Ueb. d. Erzeugung v. Schnecken in Holothurien, Arch. f. Anat. u. Phys. 1852, p. 35.

[3]) Ueb. d. frühesten Entwicklungsstufen von *Pelagia noctiluca*, ibid. 1855. p. 491, Taf. XX.

[4]) Rare and remarkable Animals of Scotland, London 1847, Bd. I, p. 77 ff., Taf. XIII—XX.

[5]) Beobachtungen üb. Anatomie u. Entwicklung einiger wirbellosen Seethiere, Berlin 1851, p. 25 ff.

um an concreten Beispielen die Fortpflanzungserscheinungen der Medusen und deren Zusammenhang mit polypenförmigen Ammengenerationen genauer festzustellen. Unter ihnen nimmt die im Jahre 1854 erschienene grössere Arbeit Gegenbaur's[1]) unstreitig den ersten Platz ein, weshalb sie hier ausführlicher referirt werden muss. Er versuchte in die bunte Masse des empirisch angesammelten Materials eine gewisse Ordnung zu bringen, zu welchem Zweck er seine besondere Aufmerksamkeit den Geschlechtsorganen solcher Hydropolypen schenkte, welche keine Medusen erzeugen. Es fanden sich alle möglichen Uebergangsformen zwischen den letzteren und gewöhnlichen Geschlechtskapseln, weshalb diese nun Gegenbaur als eine unvollständige, den Medusen analoge Generation auffasste. So stellte er neben dem vollständigen auch einen unvollkommenen Generationswechsel auf. In thatsächlicher Beziehung bereicherte Gegenbaur unsere Kenntnisse durch die nähere Untersuchung der von ihm als *Trachynema ciliatum* bezeichneten Larven, durch das Auffinden eines eigenthümlichen Fortpflanzungsprocesses der *Cunina prolifera* und, was uns ganz speciell interessirt, durch die Erforschung der embryonalen Entwicklung zweier Oceaniden, die er als *Lizzia Köllikeri* Geg. und *Oceania armata* Köll. bestimmte. Aus Eiern dieser Medusen konnte Gegenbaur flimmertragenden infusorienähnlichen Larven (die Planulae, nach dem von Dalyell eingeführten Ausdrucke) ziehen, welche sich am Boden festsetzten, und in Hydropolypenstöcke verwandelten. Als bezeichnend müssen wir hervorheben, dass bei der Darstellung der Embryonalentwicklung die embryologischen Fragen kaum berührt wurden; von letzteren sind nur der Antheil des Keimbläschens bei der Bildung der Furchungskerne und der allgemeine Gang des Furchungsprocesses berücksichtigt worden. Der Bau und das Festsetzen der Larven stehen in ihrer Bearbeitung der vor zwanzig Jahren durch Lovèn gegebenen Darstellung entschieden nach. Es erklärt sich dieses Zurücktreten der vergleichend embryologischen Gesichtspunkte zum Theil durch das rege zoologische Interesse, zum Theil aber durch einen allgemeinen Stillstand, welcher sich damals in der Embryologie bemerken liess, da sogar so wichtige Verallgemeinerungen, wie die von Huxley[2]) betonte Aehnlichkeit zwischen den beiden Hauptschichten des Coelenteratenorganismus und den Keimblättern

[1]) Zur Lehre vom Generationswechsel u. d. Fortpflanzung bei Medusen und Polypen, Würzburg 1854.

[2]) On the Anatomy and the Affinities of the Family of the Medusae, Philos. Trans. 1849, Bd. II, p. 425.

der Embryonen höherer Thiere und so bedeutungsvolle Thatsachen, wie die durch Krohn gemachte Entdeckung der Magenbildung bei Pelagia durch Vertiefung des Blastoderms, unberücksichtigt und auf einen hinteren Plan zurückgeworfen blieben. Es erschienen in den Fünfziger- und im Anfange der Sechziger-Jahre eine ganze Reihe höchst werthvoller Untersuchungen, welche viele Lücken in der Fortpflanzungsgeschichte der Medusen und Hydropolypen ausfüllten, jedoch ausschliesslich in der gegebenen zoologischen Richtung ausgeführt waren. Darunter will ich die zahlreichen Arbeiten Allman's, Hink's, Strethill Wright's, Al. Agassiz, Krohn's, J. van Beneden's, Häckel's[1]) u. a. hervorheben, welche ich zum Theil im speciellen Abschnitte noch citiren werde.

Sehr bezeichnend für die genannte Periode ist das grosse Werk von L. Agassiz[2]), welches nicht nur eine Fülle werthvoller Beobachtungen enthält, sondern auch allgemeine Gesichtspunkte über die morphologische Verwandtschaft verschiedener Radiaten liefert. L. Agassiz unternimmt den Nachweis zu bringen, dass zwischen verschiedenen Radiatenclassen (Coelenteraten und Echinodermen) nahe Beziehungen existiren, welche er indessen fast ausschliesslich auf vergleichend-anatomischem Wege aufzudecken versucht; wenn er beiläufig auch einige Larvenstadien citirt, so wird bei ihm doch die ganze embryologische Seite der Frage gar nicht berücksichtigt.

Erst nachdem in der zweiten Hälfte der Sechziger-Jahre die Keimblätterlehre auf verschiedene Wirbellosen ausgedehnt wurde und die Entwicklungsgeschichte der niederen Thiere eine breitere Basis gewann, indem man, die Typenschranken durchbrechend, vergleichend - embryologische Gesichtspunkte aufstellte, schritt man zur embryologischen Erforschung der Coelenteraten. Den ersten Versuch finden wir in einer kleinen Mittheilung Kowalevsky's[3]) aus dem Jahre 1868, in welcher er die Entwicklung der Hauptschichten mehrerer Repräsentanten dieser Thiergruppe vergleichend betrachtete. Ausser Ctenophoren,

---

[1]) Das Literaturverzeichniss findet sich bei Hincks, A history of the British Hydroid zoophytes, London 1868, I, p. 327—330 und bei Fewkes, Bibliography to acompany Selections from embryological Monographs, Bul. of the Mus. of Com. Zool. at Harvard College, Bd. XI, N. 10. In diesem Verzeichnisse vermissen wir viele bedeutende Schriften, wie z. B. das eben citirte Werk von Hincks, ferner einige Arbeiten von Busch, Leuckart, F. E. Schulze u. A.

[2]) Contributions to the Nat. Hist. of the Un. St. of America, Bd. III, 1860 und IV, 1862.

[3]) Unters. üb. d. Entw. d. Coelenteraten, Göttinger Nachrichten 1868, N. 7, p. 154.

Actinien und Agalma zog er in den Kreis seiner Untersuchungen auch zwei Medusen: *Pelagia noctiluca* und *Eucope* herbei. Nachdem er die Entodermbildung durch Einstülpung schilderte, fügte er folgende Bemerkung hinzu: „Diese Bildung der Verdauungshöhle berechtigt uns dieselbe mit dem Darme anderer Thiere zu vergleichen und den Raum zwischen den Darmwandungen und den äusseren Bedeckungen der Pelagia, welcher sich aus der Furchungshöhle gebildet hat, als Leibeshöhle dieser Meduse anzusehen.“ In dieser Schlussfolgerung begegnete sich Kowalevsky mit einem talentvollen, leider zu früh verstorbenen russischen Zoologen Noschin, welcher in seiner einzigen verfassten Arbeit [1]) (in welcher er über seine Studien zur „Auffindung eines allgemeinen Gesetzes der gegenseitigen Lagerungsverhältnisse der Gewebe der Organe und ihrer respectiven Betheiligung an deren Entwicklung“ erwähnt) ganz dieselbe Meinung über die Haupttheile des Coelenteratenorganismus äusserte. Bei Eucope fand Kowalevsky eine abweichende Entodermbildung, „so dass es sehr schwer wird sie morphologisch zu deuten“. Die ausführliche Abhandlung Kowalevsky's ist erst im Jahre 1873 in russischer Sprache erschienen.[2]) Sie enthält — was die Medusen anbelangt — ein Capitel „über die Entwicklung der Campanularia aus *Eucope polystyla* Geg.“ ein anderes „über die Entwicklungsgeschichte der *Cassiopea borbonica d. Ch.* mit Bezugnahme auf die Entwicklung der *Rhizostoma Cuvieri* und *Aurelia aurita* Per“ und noch ein Capitel, betitelt: „Zur Entwickelungsgeschichte der *Pelagia noctiluca.*“ Da diese Arbeit den meisten Zoologen nur nach einem Referate Hoyer's bekannt ist, so werde ich sie hier verhältnissmässig ausführlicher wiedergeben. Das Ei von *Eucope polystila* Geb. *(Obelia polystila* Häck.) erfährt eine reguläre Furchung und verwandelt sich in eine einschichtige Blase, an welcher die Entodermbildung beginnt. „Die erste Veränderung, welche sich am Blastoderm offenbart, besteht darin, dass an der inneren Oberfläche seiner einzelnen Zellen oder an mehreren Zellen auf einmal stark lichtbrechende Fetttröpfchen heraustreten. Diese Tröpfchen trennen sich allmälig vom Blastoderm ab, indem sie kugelförmig werden, und schwimmen frei in dem flüssigen Inhalte der Segmentationshöhle oder haften an die Wand der

---

[1]) Bulletin du l'Académie Imper. de St. Pétersbourg, Bd. VIII, 1865, p. 218.

[2]) Beobachtungen üb. d. Entw. d. Coelenteraten, aus den Mittheilungen der k. Gesellschaft der Liebhaber der Naturlehre, Anthropologie und Ethnographie. Der Separatabdruck ist im Jahre 1873, der betreffende Band X, Lieferung 2 erst im Jahre 1874 erschienen.

Blase an. In einigen solchen Körpern, unter Einwirkung von Essigsäure, konnte ich einen Kern unterscheiden, während derselbe in der Mehrzahl der Fälle nicht aufzufinden war. So weit ich bemerken konnte, sondern sich diese Fettkügelchen, wie ich sie von nun an bezeichnen werde, fast auf der ganzen inneren Blastodermfläche ab und dabei ohne jeder Regularität. Es gelang mir nicht das Verhältniss dieses Körpers zu Zellen aufzuklären." Nachdem auf diese Weise die Entodermbildung begonnen hat, verlängert sich der Embryo und bedeckt sich mit Flimmerhaaren, wobei die Fettkügelchen sich zu einer am hinteren Larventheile concentrirten compacten Masse anhäufen, welche allmälig die ganze Segmentationshöhle ausfüllt. Bei den sich normal weiter entwickelnden Larven lichtet sich das Entoderm im Centrum, worauf es als eine sehr gross werdende verdauende Höhle erscheint, deren Entodermwandungen eine deutlich zellige Structur bekommen. Das Entoderm zerfällt dabei in zwei Schichten, deren Bedeutung unserem Autor unbekannt geblieben ist. Nach dem Festsetzen verwandelt sich die Larve in eine runde Scheibe, an welcher man zwei Cuticularschichten, ein aus mehreren Zelllagern bestehendes Ectoderm und ein ebenfalls mehrschichtiges Entoderm unterscheidet. Bei sämmtlichen von Kowalevsky beobachteten Aëraspeden bildet sich das Entoderm durch Einstülpung eines kleineren Blastodermabschnittes; bei Aurelia und Cassiopea (Cotyloriza), wo die Furchungshöhle durch ihren geringeren Umfang sich auszeichnet, wird dieselbe vollständig durch die Entodermeinstülpung verdrängt, während bei Pelagia, bei welcher sich ein noch kleinerer Bruchtheil des Blastoderms einstülpt, der Entodermsack nur den hinteren Abschnitt der Larve einnimmt, „die Furchungshöhle aber vollständig bestehen bleibt. Bei Cassiopea verwächst die Einstülpungsöffnung, so dass die Larve mundlos wird, während sie bei Pelagia in die definitive Mundöffnung übergeht. Die befestigten Cassiopealarven behalten eine Zeitlang noch ihre abgeflachte Form bei, um dann in eine pyramidale überzugehen. Es bildet sich darauf eine ectodermale Einstülpung, deren Boden sich atrophirt, so dass eine offene Communication zwischen der neugebildeten Höhle und dem Entodermsacke zu Stande kommt. Zu gleicher Zeit werden durch das Hereinwachsen der Ectodermtasche zwei Entodermstreifen abgesondert, welche wahrscheinlich sowohl die vier Längsmuskeln, als auch einen ovalen Sphincter erzeugen. Auf späteren Stadien bildet sich eine nochmalige Ectodermeinstülpung, welche Kowalevsky mit dem Actinienmagen vergleicht; die neugebildete Wand bleibt indessen nicht lange

nach unten gerichtet, sondern streckt sich in horizontaler Richtung aus und stülpt sich nach Art eines Rüssels nach Aussen. Um diese Zeit entstehen die vier ersten und bald darauf vier neue Tentakeln, welche mit den ersteren alterniren. Bei Beobachtung der spätesten von ihm untersuchten Stadien fand Kowalevsky einen ansehnlichen Hohlraum, den er mit der Leibeshöhle anderer Thiere, namentlich solcher, wo die letztere vom Bindegewebe erfüllt ist, vergleicht.

Nachdem sich das Entoderm bei Pelagia eingestülpt hat, fängt die Larve an, in Längsrichtung zu wachsen, worauf sie die Gestalt einer vierseitigen Pyramide annimmt. Dann aber wird sie verhältnissmässig kürzer, dafür aber viel breiter, so dass sie schliesslich die charakteristische Scheibenform annimmt. Es entstehen zunächst vier Auswüchse, welche sich bald verdoppeln, so dass im Ganzen acht Lappen erscheinen, in welche ebenso viel Entodermausstülpungen eintreten. Aus dem verdickten Theile des die Lappen überziehenden Ectoderms entstehen die Randkörper und wahrscheinlich auch die radialen Muskeln. An einigen Stadien der Pelagiaentwicklung sah Kowalevsky vom Entodermsacke aus ganze Züge kleiner Körnchen, unter welchen sich vielleicht auch einige zellige Elemente befanden, abgehen und, die ganze Furchungshöhle durchdringend, bis zum oberen Ectoderm reichen. Da diese Körnchen keine Gewebe liefern, so glaubt Kowalevsky in ihnen eine rein embryologische Bedeutung erblicken zu dürfen. Er vermuthet nämlich, dass diese Erscheinung mit der von ihm bei Eucope beschriebenen Entodermbildung homolog ist und dass wir in der Embryologie der Pelagia die beiden Hauptarten der Entstehung dieses Keimblattes (durch Blastodermeinstülpung und durch Ablösung der Blastodermzellen) ausgedrückt finden.

Bevor die ausführliche Arbeit Kowalevsky's in die Oeffentlichkeit gelangte, nachdem ich mich aber durch das Studium der Echinodermentwicklung von der Homologie des Gastrovascularsystems mit der Peritonealhöhle sammt Wassergefässsystem und Darmcanal der Echinodermen überzeugt hatte [1]), musste ich die Entwicklung der Coelenteraten selbst in Angriff nehmen. Zu diesem Zweck begab ich mich im Winter 1869 und 1870 nach der Riviera di ponente (San Remo und Villafranca), wo es mir gelungen ist, die Entwicklungsgeschichte einiger Medusen (*Geryonia proboscidalis*, *Carmarina hastata* Häck., *Aegi-*

---

[1]) Entwicklungsgeschichtliche Beiträge, Mél. biolog. de l'Acad. J. d. St. Pétersbourg, Bd. VI, 1868, p. 730.

nopsis mediterranea J. Müll., *Polyxenia lucostyla*, sowie einiger Oceaniden und Campanulariden zu verfolgen. Die Hauptresultate, Theilung des Blastoderms bei Geryonia in beide Keimblätter, directe Entwicklung dieser Meduse, sowie Aeginopsis und Polyxenia, aus dem Ei und die Bildung bei den beiden letztgenannten Formen von maulbeerförmigen Keimen, welche sich in beide Keimblätter abspalten, sind von mir in einer kurzen Notiz im Jahre 1870 mitgetheilt worden.[1]) Die Publication des ausführlichen Aufsatzes, welcher im Jahre 1872 an die Akademie der Wissenschaften in St. Petersburg abgeliefert wurde, verzögerte sich bis zum Jahre 1874, als er in der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie erschienen war.[2]) Unterdessen veröffentlichte Fol[3]) eine hervorragende Arbeit über die erste Entwicklung des Geryonideneies, in welcher er sein besonderes Augenmerk auf die Veränderungen der Kerne bei der Eifurchung richtete und ebenfalls die Bildung beider Körperschichten durch Theilung des Blastoderms betonte. In einem allgemeinen Ueberblick über die Bildung der Keimblätter bei Coelenteraten kommt Fol zum Schlusse, dass sie in der Mehrzahl der Fälle durch Spaltung statt einer Einstülpung hervorgehen". Ganz entgegengesetzter Meinung ist Häckel[4]), welcher einen solchen Bildungsmodus überhaupt bezweifelt und behauptet, dass wenn die Delamination auch wirklich „erwiesen sein sollte, würden wir sie auf die ursprüngliche *Gastrula invaginata* zurückführen und annehmen, dass sie aus dieser durch gefälschten oder abgekürzten Vererbung oder durch andere coenogenetische Processe secundär entstanden ist." Er hält vielmehr für unzweifelhaft feststehend, dass sich bei sehr vielen Coelenteraten aus verschiedenen Classen die Entodermbildung durch Einstülpung der Archiblastula bildet, so dass diese Thiergruppe überhaupt eine wichtige Stütze für seine Gastraeatheorie abgibt.

In den letzten Jahren hat die Embryologie der Medusen die Aufmerksamkeit nur weniger Zoologen auf sich gezogen, welche sich dabei vorzugsweise für die Entwicklungsgeschichte der Acraspeden interessirten. Es erschienen zwei grössere Arbeiten

[1]) Ueb. die Entwicklung einiger Coelenteraten, Mélanges biologiques tirés du Bulletin de l'Acad. des sciences de St. Pétersbourg. Bd. VII. 1865—1871, p. 351.

[2]) Studien üb. die Entw. der Medusen u. Siphonophoren, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXIV, 1874, p. 15 ff., Taf. II—V.

[3]) Die erste Entw. d. Geryonideneies, Jen. Zeitschr. Bd. VII, 1873, p. 471, Taf. XXIV, XXV.

[4]) Biologische Studien II. Stud. z. Gastraea-Theorie, Jena 1877, p. 111 ff.

von Claus[1]), welche uns manchen Aufschluss sowohl über die Embryonalentwicklung, als auch über den Generationswechsel der grösseren Quallen (Aurelia, Chrysaora) lieferten. Nach einer regulären Furchung bildet sich entweder eine kleine (Aurelia) oder eine umfangreiche Furchungshöhle, in welche dann ein das Entoderm liefernder Zapfen von Blastodermzellen einwuchert. Claus hält diesen Process nicht für eine Invagination, sondern stellt ihn in die Nähe einer solchen. Bei Aurelia bildet sich eine schmale Gastralhöhle nebst einem Blastoporus, welcher sich jedoch bei weiterer Entwicklung vollkommen schliesst. Die Planula setzt sich mit dem animalen Pole fest und verwandelt sich in Scyphistoma, wobei Claus nur eine einmalige Entodermeinstülpung beobachtete.[2]) Nach dem Hervorwachsen von vier Radialtentakeln erscheinen vier interradiale Teniolen, welche je einen entodermalen Muskelstrang enthalten. Die Ephyrabildung erfolgt durch einen Theilungsact, wobei der ganze ovale Abschnitt der Scyphistoma, unter Rückbildung der Tentakeln, in die erste Ephyra übergeht.

Einige embryologische Angaben über Acraspeden enthält die Schrift „Metagenesis und Hypogenesis von *Aurelia aurita* von Häckel[3]), welcher behauptet, dass unter mannigfaltigen Variationen in der Entwicklung dieser Qualle auch directe Uebergänge von Gastrula zur Ephyra, also ohne Vermittlung von Scyphistoma, unter besonderen Bedingungen vorkommen. In der zweiten der oben citirten Arbeiten Claus' sind sämmtliche Angaben Häckel's einer wissenschaftlichen Kritik unterworfen worden.

Ganz kürzlich ist ferner eine vorläufige Mittheilung „über die Entwicklung der *Aurelia aurita* und *Cotylorhiza borbonica*“ von Götte[4]) erschienen. Er konnte ebensowenig wie Claus eine Entodermeinstülpung finden, sondern beobachtete eine ganz unregelmässige Einwanderung von Entodermzellen in die Furchungshöhle, wobei sich jedoch bald als secundäre Aushöhlung ein mit Blastopor ausmündender Darm bildete. In Uebereinstimmung

---

[1]) Studien über Polypen u. Quallen d. Adria, Denkschr. der k. Akad. der Wissensch., Wien, Bd. 38, 1878, p. 1 ff., Taf. I., ferner: Untersuchungen über den Organis. u. Entw. d. Medusen. Prag 1883, p. 1—21, 84—87, Taf. I—III, XVI, XVII.

[2]) Es ist ein Missverständniss, wenn Claus meint, als ob Kowalevsky die erste Ectodermeinstülpung der Scyphistoma „bis zum Fussende fortwachsen“ lässt. Im russischen Texte ist eine solche Angabe nicht enthalten, und es wird im Gegentheile hervorgehoben, dass die neueingestülpte Höhle sich in Folge der Obliteration der Scheidewand mit der Urdarmhöhle verbindet.

[3]) Jena 1881.

[4]) Zoologischer Anzeiger, VIII. Jahrg., Nr. 205, pag. 554.

mit Kowalevsky und Claus sah Götte eine stomodaeale Ectodermeinstülpung; ganz abweichend schildert er dagegen die Entstehung der vier Muskelstränge, welche sich aus vier trichterförmigen Einstülpungen des perioralen Ectoderms bilden. Die Entodermabschnitte, aus welchen Kowalevsky diese Muskeln ableitet, hält Götte für die beiden ersteren Magentaschen, zu welchen sich später noch zwei neue gesellen.

Wenn somit, nach Claus und Götte, die Acraspeden keine eigentliche Invaginationsgastrula, sondern nur eine ihr mehr oder weniger nahe stehende Embryonalform besitzen, zeichnet sich die von vielen Zoologen für eine Acraspede gehaltene Lucernavia, nach Kowalevsky[1], durch einen gänzlichen Mangel eines Gastrulastadiums aus. Wenn der genannte Forscher auch nicht herausbringen konnte, ob die ersten Entodermzellen durch Theilung oder Auswanderung von Blastodermzellen hervorgehen, so behauptet er doch entschieden, dass eine Einstülpung dabei nicht stattfindet. Der Keim bleibt solid und theilt sich in beide Keimblätter, wobei das Entoderm sich in eine Reihe knorpelähnlicher Zellen anordnet. Die flimmerlose Larve bewegt sich durch Kriechen und verwandelt sich in einen abgerundeten Zustand, dessen weitere Entwicklung nicht verfolgt werden konnte.

Ueber die Entodermbildung und die Entwicklung einiger Craspedoten machte ich, der ich mich schon längere Zeit mit der Medusenembryologie beschäftige, einige zum Theil gelegentliche Mittheilungen. Ich[2] wiederholte die Untersuchung des Delaminationsprocesses der Geryoniden von Neuem und konnte meine früheren Angaben bestätigen und vervollständigen. Ausserdem gab ich die Beschreibung einiger jüngeren Stadien der im Geryoniamagen parasitirenden Cuninen, wobei sich als besonders auffallend eine grosse amöboide Stützzelle herausstellte. Den Vorgang der Entodermbildung bei Hydromedusen bezeichnete ich seit 1879 als eine „Einwanderung einzelner Blastulazellen in die Centralhöhle"[3], wobei ich mich auf eigene Erfahrung stützte. Im Jahre 1880 gab ich eine kleine Notiz[4] über denselben Gegenstand. „Bei Eucope und Tiara bildet sich das Entoderm aus Zellen, welche am hinteren Pol in die Blastulahöhle hinein-

[1]) Ibid, VII. Jahrg., Nr. 184, p. 712.

[2]) Vergleichend-embryologische Studien, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXVI, 1882, p. 433.

[3]) Spongiologische Studien, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXII, 1879, p. 382.

[4]) Bericht über eine Reise in's Ausland, im Jahre 1879/80, in den Schriften der neurussischen Universität in Odessa, Bd. XXXI, 1880.

treten; es ist indessen unentschieden geblieben, ob diesem Vorgange eine Quertheilung vorhergeht." Auf der Naturforscher-Versammlung in Odessa im Jahre 1883 machte ich[1]) eine Mittheilung über die Entodermbildung der Medusen, auf Grund erneuter Untersuchungen, und besprach zugleich die von mir beobachtete directe Entwicklung der *Aglaura hemistoma* aus dem Ei.

Unterdessen sind einige Arbeiten anderer Forscher über die Craspedotenentwicklung erschienen, welche ebenfalls eine besondere Rücksicht auf die Entodermbildung nahmen. Im Jahre 1882 berichtete Claus[2]) über die Larvenbildung bei *Aequorea Forskalii*, wobei er den Process der Entodermbildung als „polare Einwucherung" bezeichnete, indem sich am hinteren Ende der schwimmenden Larve ein Zellenpropf bildet, welcher allmälig die Blastulahöhle erfüllt. Diesen Vorgang hält Claus für nahe verwandt mit der Invagination, von welcher er nur dadurch verschieden ist, dass die centrale zur Gastralhöhle werdende Aushöhlung nicht sogleich gebildet wurde und anstatt primär von der Oberfläche aus, erst secundär durch Spaltung innerhalb der Zellenmasse entsteht". Mit einer Delamination wie sie von Allman bei *Laomedea* beobachtet wurde, hat die polare Einwucherung nach der Ansicht unseres Forschers „gar nichts zu thun". In seiner ausführlichen Arbeit bespricht Claus[3]) die Furchung, welche sich durch ungleiche Grösse der Blastomeren auszeichnet, und geht dann zur Larvenbildung über. „Mit der weiteren Entwicklung verdickt sich die Wand des hinteren kegelförmig vorspringenden Blasenabschnitts immer stärker, indem die denselben bildenden Zellen an Höhe bedeutend zunehmen. Man überzeugt sich, dass diese Zellen unter Theilung in die innere Höhle der Keimblase vorzuspringen beginnen und dass dieselben einen förmlichen Pfropf bilden, der in der Wandung eingekeilt, seine Elemente allmälig in das Innere des Blasenraumes verschiebt" (p. 85). Claus stellt diesen Bildungsmodus der Delamination gegenüber und findet zwischen beiden grundlegende Verschiedenheiten, während er dessen Aehnlichkeit mit der oben referirten Entodermbildung der Acalephen besonders betont.

Eine fast gleichzeitig erschienene Arbeit von Merejkowsky[4]) über die Entwicklung von Obelia beschäftigt sich auch vor-

---

[1]) Bericht über die VII. Naturforscher-Versammlung. Zoologische Section, 1883, p. 6 (russisch).

[2]) Zoologischer Anzeiger, V. Jahrg., 1882, Nr. 112, p. 284.

[3]) Untersuch. üb. d. Org. u. Entw. d. Medusen, 1883, p. 84, Taf. XVI, XVII.

[4]) Histoire du développement de la Méduse Obelia, Bulletin de la Soc. zool. de France, Bd. VIII, 1883, p. 18.

zugsweise mit der Frage der Entodermbildung dieser Meduse. Der russische Forscher weicht in mancher Beziehung von der Darstellung von Claus ab und kehrt zur Annahme einer Einwanderung der Blastodermzellen zurück. Nach ihm findet der Migrationsprocess sehr langsam statt, weil nur einzelne Zellen gleichzeitig das Blastoderm verlassen, so dass zwischen dem letzteren und dem Entoderm stets eine scharfe Trennungslinie zur Beobachtung kommt. Merejkowsky gibt auch die Schilderung der Metamorphose und behauptet schliesslich, dass Obelia selbst, ähnlich wie das in früheren Jahren von P. van Beneden angenommen worden ist, sich in einen Hydroiden verwandelt, eine Angabe, welche übrigens ohne jeden Beweis aufgestellt worden ist. Aus den Abbildungen Merejkowsky's lässt sich eher der Schluss ziehen, dass es sich um pathologische Rückbildungserscheinungen handelt.

Die Darstellung, welche Hamann[1]) über die Entodermbildung der *Tiara leucostyla* in demselben 1883 gegeben hat, stimmt weit mehr mit Angaben von Claus, als mit denjenigen von mir und Merejkowsky überein. Er schildert den Process auch als eine Einwucherung vom hinteren Pol aus. „In kurzer Zeit beginnt nun am hinteren Ende eine Zellenwucherung, eine Zelltheilung der exodermalen Zellen. Die Theilungsproducte rücken in die Furchungshöhle hinein und füllen dieselbe nach und nach aus, wobei die Anfüllung vom hinteren Ende nach dem vorderen successive fortschreitet.“ „Am Schluss dieses Processes haben wir eine Gastrulaform vor uns, bei welcher das Entoderm durch eine Zellmasse dargestellt wird, in welcher in Form einer Spalte sich der Centralraum anlegt.“

Endlich habe ich noch über eine Mittheilung von Brooks[2]) zu berichten, welcher die Entodermbildung bei *Eutima mira Mc. Cr.* beobachtete und dieselbe als eine an der ganzen inneren Blastodermfläche stattfindende Delamination schildert. Die Planula zeichnet sich durch Bildung einer eigenthümlichen Cementdrüse aus, wobei an der Larve ein doppelt symmetrischer Bauplan zum Ausdruck kommt. Das Polypenstadium reiht sich an die von Claus beschriebenen Campanopsidenformen an.

Parallel mit der Medusenentwicklung ist in beiden letzten Decennien auch die Entwicklungsgeschichte der Hydropolypen in Angriff genommen worden. In den grösseren Werken eng-

---

[1]) Beiträge z. Kenntn. d. Medusen, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXVIII, 1883, p. 426—428, Taf. XXIII.

[2]) On the Life History of Eutima, Zool. Anz., VII. Jahrg., 1884, N. 184, p. 709.

lischer und amerikanischer Zoologen, wie Allman[1]), Alex. Agassiz[2]), sind viele Angaben über verschiedene Entwicklungsstadien dieser Thiere enthalten. Der erstere gibt ausserdem eine zusammenfassende Darstellung der Embryologie von *Laomedea flexuosa,* wobei er die ziemlich reguläre, zur Morula führende Furchung und die darauf folgende Delamination des Keimes behufs Blätterbildung beschreibt. Uebereinstimmend damit sind die wenigen Angaben, welche F. E. Schulze[3]) über die Embryonalentwicklung der *Cordylophora lacustris* Allm. gemacht hat. Eine Delamination hat ebenfalls Fraipont[4]) bei *Campanularia angulata* beobachtet, dessen Untersuchungen auch in anderer Hinsicht die herrschenden Anschauungen bestätigen. Abweichend dagegen ist die von Ciamician[5]) gegebene Darstellung der Keimblätterbildung bei *Tubularia Mesembryanthemum* Allm. Er beschreibt bei dieser Hydroidenform einen irregulären Furchungsprocess, welcher zur Bildung grösserer und kleinerer Blastomeren hinführt. Die letzteren wachsen die ersteren um, eine epibolische Gastrula bildend, deren Entoderm einen compacten Haufen grösserer Zellen darstellt. Der auf diese Weise entstandene doppelblätterige Keim verwandelt sich unter Tentakelbildung allmälig zur sogenannten Actinula, deren Verwandlung Ciamician in Uebereinstimmung mit früheren Forschern beschreibt. Die Keimblätterbildung der Tubularien ist seitdem von Kleinenberg[6]), Balfour[7]), mir[8]) und Hamann[9]) nachuntersucht worden, welche bei diesen Hydroiden (es wurde auch dieselbe Species wie bei Ciamician beobachtet) indessen eine gewöhnliche Delamination anstatt der Epibolie auffanden. Der letztgenannte Forscher untersuchte ausserdem noch mehrere andere Hydropolypen auf ihre Entwicklung und kam dabei zum allgemeinen Schlusse, dass die Planula, wie es scheint, „stets durch einen Delaminationsvorgang gebildet wird“ (a. a. O. p. 503). Bei *Halecium tenellum* beschreibt er übrigens eine

---

[1]) A Monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids, 1871 (Ray Society).

[2]) Illustrated Catalogue of the Museum of Comparative Zoology, II., North american Acalephae, Cambridge 1865.

[3]) Ueb. d. Bau u. d. Entw. d. Cordylophora lacustris. Leipzig 1871, p. 38.

[4]) Archives de zool. experim. Bd. VIII, 1879—1880, p. 442.

[5]) Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXII, 1879, p. 335, Taf. XIX.

[6]) Balfour's Handbuch d. vergl. Embryologie. Deutsche Uebers., I, 1880, p. 148, Anm. 2.

[7]) Ibid.

[8]) Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXVI, 1882, p. 437.

[9]) Der Organismus der Hydropolypen, Jenaische Zeitschrift, Bd. XV, 1882, p. 480 ff.

ganz andere Entodermbildung, welche von ihm als eine Einrückung der vom äusseren Keimblatte gebildeten Zellen in die Furchungshöhle aufgefasst wird. „Von einer Delamination — sagt unser Autor — kann hier kaum gesprochen werden. Der Vorgang scheint sich eher der Invagination anzuschliessen“ (a. a. O. p 528).

Ganz abweichende Embryonalvorgänge sind für Myriothela und Hydra angegeben worden. Bei der erstgenannten Form soll nach Korotneff[1]) keine eigentliche Furchung, sondern eine Bildung kleiner, im Dotter angesammelten Zellen, welche sich vom Centrum nach der Peripherie begeben, stattfinden. Daraufhin sollen die Embryonalzellen das Eiplasma und den Dotter absorbiren und schliesslich eine Morula erzeugen, welche sich nunmehr in zwei Keimblätter abspaltet. Die beigegebenen Abbildungen lassen indessen auch eine andere Deutung zu. Möglicherweise sind die Contouren der Blastomeren nur undeutlich von einander geschieden und deshalb von Korotneff für ein homogenes Keimplasma gehalten worden. Seine Embryonalzellen werden dann natürlicherweise keine ganzen Zellen, sondern nur deren Kerne mit angrenzender Protoplasmaschichte repräsentiren. Der zweiblätterige Keim erhält eigenthümliche, durch Einstülpung sich bildende Larvententakel und der Embryo verwandelt sich in eine Actinula in der früher von Allman angegebenen Weise.

Noch eigenthümlichere, zum Theil noch unaufgeklärte Erscheinungen, sind bei Süsswasserpolypen beobachtet worden. So beschreibt Kleinenberg,[2]) dass vom zweiblätterigen Keime das peripherische einschichtige Blatt gänzlich in eine chitinige Schale übergeht, während der centrale Theil allein den gesammten Embryo liefert. Bevor dies geschehen ist, verschmelzen sämmtliche Keimzellen zu einem Plasmodium, in dessen Innern später die künftige Gastrovascularhöhle zum Vorschein kommt. Das Plasmodium scheidet sich nun in eine Ectoderm- und eine Entodermlage, in welchen auf unbekannte Weise die zelligen Elemente von Neuem erscheinen. Der Embryo streckt sich dann in die Länge, bekommt eine Mundöffnung und verwandelt sich in eine junge Hydra. In letzteren Jahren hat Korotneff[3]) die Entwicklungsgeschichte des Süsswasserpolypen nachuntersucht

[1]) Versuch einer vergleichenden Erkenntniss der Coelenteraten, in Schriften der k. Gesellschaft d. Liebhaber etc. in Moskau. Theile II u. III, Moskau 1880, p. 27—33.

[2]) Hydra, Leipzig 1872, p. 48—80.

[3]) Zur Kenntn. d. Embryologie v. Hydra, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXVIII, 1884, p. 314, Taf. XIV.

und viele Resultate Kleinenberg's im Ganzen bestätigt. Ein sechzehnzelliges Furchungsstadium besitzt eine Furchungshöhle, welche erst allmälig von Entodermzellen ausgefüllt wird, die sich durch Theilung von Blastodermzellen bilden. Das Ectoderm erfährt eine „Histolyse“ und verwandelt sich in die Schale, während das definitive Ectoderm aus dem Entoderm hervorgehen soll. Viel einfacher gestalten sich die Dinge nach Kerschner,[1]) welcher indessen blos eine vorläufige Mittheilung veröffentlicht hat. Nach ihm bildet sich das Entoderm durch eine Einwanderung von Blastodermzellen in die Furchungshöhle, welche vom unteren Eipole stattfindet. Das Ectoderm bleibt erhalten, sowie das Entoderm, welches ein bindesubstanzähnliches Aussehen annimmt.

Aus der gegebenen Uebersicht lässt sich ersehen, dass die wichtigsten Embryonalerscheinungen bei Medusen eine auffallende Mannigfaltigkeit aufweisen und noch lange nicht so weit erforscht sind, dass man sie unter einen allgemeinen Gesichtspunkt unterzubringen im Stande wäre. Wie verschieden sind in dieser Beziehung complicirtere Thierstämme, z. B. die Ambulacrarien oder Mollusken, wo die grundlegendsten Embryonalvorgänge, wie die Entodermbildung, in einer übereinstimmendsten Weise verlaufen? Da es vorauszusehen war, dass ein näheres Eingehen in die embryologischen Erscheinungen der Medusen nicht nur die Kenntniss der Entwicklungsgeschichte dieser Thiere fördern, sondern auch die allgemeineren Fragen der vergleichenden Embryologie etwas aufzuklären im Stande sein könnte, so unternahm ich, wie es schon aus dem historischen Ueberblick zu ersehen ist, eine vergleichende Untersuchung der hauptsächlichsten Entwicklungserscheinungen der genannten Thiergruppe. Zu diesem Zwecke machte ich im Laufe der letzten fünf Jahre mehrmalige Excursionen an das Mittelmeer. Ich begann meine Studien in Neapel im Jahre 1880, wo ich indessen nur wenige Formen untersuchen konnte; glücklicher war ich in dieser Beziehung in Messina, wo ich vom November 1882 bis Anfang Mai 1883 arbeitete und die hauptsächlichen Resultate der vorliegenden Untersuchung gewann; da ich jedoch meine Beobachtungen noch nicht für abgeschlossen halten konnte, so begab ich mich nach Villafranca (Februar bis Mai 1885), um die wichtigsten Lücken auszufüllen und die früher erhaltenen Resultate einer nochmaligen Prüfung zu unterwerfen. So entstand

---

[1]) Zur Entwicklungsgeschichte von Hydra, Zool. Anz., Jahrg. III, 1880, Nr. 64, p. 454.

die vorliegende Arbeit, weche, trotz der angewandten Mühe, doch noch unvollständig genug geblieben ist.

Es ist von mir die Entwicklungsgeschichte folgender Arten untersucht worden[1]) *Tiara pileata* Al. Ag. (Villafranca 1870 und Neapel 1880), *Oceania armata* Köll. (Villafranca 1870, Messina 1882/83), *Rathkea fasciculata* Häck. (Messina 1882/83), *Laodice cruciata* L. Ag. (Villafranca 1870 und 1885), *Clytia flavidula mihi* (Neapel 1880, Villafranca 1885), *Clytia viridicans mihi* (Villafranca 1870 und 1885), *Octorchis Gegenbauri* Häck. (Villafranca 1885), *Aglaura hemistoma* (Messina 1883), *Liriope mucronata* Geg. (Neapel 1880, Messina 1883), *Geryonia probscidalis* Esch. (Neapel 1880, Messina 1883), *Polyxenia leucostyla* Will. (Neapel 1880, Messina 1883, Villafranca 1885), *Aeginopsis mediterranea* J. Müll. (Messina 1882/83), *Nausithoë marginata* Köll. (Messina 1882/83), *Pelagia noctiluca* (Messina 1882). Ausserdem habe ich einige Stadien folgender Medusen beobachtet: *Obelia polystyla* All. (Messina 1883), *Tima pellucida* Geg. (Villafranca 1870), *Aequorea Forskalii* (Villafranca 1870), *Rhopalonema velatum* Geg. (Messina 1883), *Polyxenia albescens* (*Cunina albescens* Geg., *Solmissus albescens* Häck. — Neapel 1880) und *Aurelia aurita* (Odessa 1881).

Da es, um eine vergleichende Uebersicht zu gewinnen, nothwendig war, auch die Hydropolypen in den Kreis der Untersuchung zu ziehen, so benutzte ich die Gelegenheit, die Entwicklung einiger Repräsentanten derselben zu studiren. Es waren: *Tubularia mesembryanthemum* All. (Neapel 1880), *Eudendrium capillare* (Messina 1883), *Campanularia caliculata* (Sanremo 1869), *Campanularia angulata* (Triest 1885), *Plumularia setacea* (Messina 1883), *Sertularia pumila* (Sanremo 1869, Messina 1883).

Um brauchbares Untersuchungsmaterial zu erhalten, isolirte ich geschlechtsreife Medusen in grössere Gläser und wartete ab, bis sie Eier zu legen anfingen. Wenn die Anzahl der letzteren genügte, nahm ich entweder die Thiere heraus oder legte die Eier in andere Gläser, welche dann sorgfältig zugedeckt wurden. Die künstliche Befruchtung habe ich nicht angestellt, seitdem ich mich überzeugte, dass sie entweder nicht gelingt oder abnorme Entwicklungsstadien liefert.

Die Entwicklung wurde zunächst an lebenden Objecten studirt, um eine allgemeine Orientirung zu gewinnen. Da dabei jedoch die feineren Vorgänge auch an durchsichtigsten

[1]) Die Rechtfertigung der von mir gebrauchten Bezeichnungen habe ich in meinem Aufsatze: Medusologische Mittheilungen, in Arbeiten aus dem zool. Inst. d. Univ. Wien etc., Bd. VI, Heft 2, p. 237 gebracht.

Embryonen unmöglich verfolgt werden konnten, so musste ich die letzteren mit Reagentien behandeln. Die meisten Dienste leistete die Ueberosmiumsäure, welche für die Untersuchung der Medusenentwicklung geradezu unentbehrlich ist. Sie wurde in einprocentiger Lösung gebraucht und entweder in Dampfform oder im flüssigen Zustande angewandt. Daraufhin wurden die Embryone mit Beal'schem Carmin oder Picrocarmin gefärbt und in verdünntem Glycerin untersucht. Nachdem ich die so behandelten Objecte von der Oberfläche und in optischen Schnitten genauer betrachtete, zerklopfte ich sie in der von den Gebrüdern Hertwig angegebenen Weise, worauf ich die wichtigeren Abschnitte isolirte und definitiv untersuchte. Mit Hilfe dieser Technik konnte ich am besten die Detailvorgänge der Entodermbildung und Gewebeentwicklung erforschen. Daneben habe ich auch mehrere Erscheinungen an Schnitten untersucht, welche nach der allgemein gebrauchten Technik (Kleinenberg'sche Picroschwefelsäure, Alkohol 70^0, 90^0, Borax-Carminfärbung, Einschliessen in Paraffin, Aufhellen in Bergamotöl, Conservirung in Canadabalsam) angefertigt worden. So unentbehrlich die Schneidetechnik für manche embryologische Fragen auch ist, so leistet sie doch wenig in solchen Fällen, wo es sich um histologische Merkmale handelt und wo z. B. feinste Zellenausläufer von grosser Bedeutung sind.

Einige Objecte verlangen auch eine eigenartige Behandlungsweise. So habe ich bei der Untersuchung grösserer und sehr zarter Eier und Embryone von Geryoniden, Rhopalonema und Aglaura die besten Bilder nach der Bearbeitung mit verdünnter Essigsäure oder mit einem Gemisch von Essig- und Osmiumsäure erhalten.

Bei der Untersuchung der Hydropolypenentwicklung legte ich zum grössten Theil ganze Gonophoren, resp. Eipaquette in Picroschwefelsäure, Chromsäure oder direct in starken Alkohol und zerlegte sie dann in Schnitte. Nur die jüngeren und wiederum ganz späte Stadien liessen sich an isolirten Embryonen, resp. Planulalarven studiren.

Um unnütze Wiederholungen zu vermeiden, werde ich das von mir angesammelte Material vergleichend nach den Entwicklungsstadien, behandeln. Um aber dem Leser über die Erscheinungen in zoologischer Reihenfolge zu orientiren, habe ich die Abbildungen nach einzelnen Arten geordnet.

ERSTES CAPITEL.

Das Ei und seine Befruchtung.

Form, Grösse, Durchsichtigkeit und Färbung des Eies. — Zeit des Eierlegens, Entwicklung des Eierstockseies. — Reifung des Eies. — Structur des abgelegten Eies. — Befruchtung.

Die reifen Eier sämmtlicher von mir untersuchten Medusen haben eine regelmässige Kugelform, eine Regel, aus welcher auch *Geryonia proboscialis* Esch. keine Ausnahme macht. Ich erwähne die letztgenannte Art aus dem Grunde, weil bei derselben Fol[1]) ovale Eier beschreibt und abbildet. Ohne zu bestreiten, dass einige Ei-Individuen durch Druck oder aus anderen Ursachen eine verlängert ovale Form annehmen können, erscheint doch die bei weitem grösste Anzahl der Geryonia-Eier vollkommen rund, wie ich das in meiner früheren Arbeit hervorgehoben habe.[2]) Auch die von mir untersuchten Hydroiden zeigten eine kugelrunde Eiform, mit Ausnahme von Eudendrium, bei welchem ich charakteristische birnförmigen Eier fand.

Während die Form bei verschiedensten Repräsentanten eine solche Constanz aufweist, bietet die Grösse der Eier auffallende Schwankungen, selbst bei nahe verwandten Medusen. Die beiden Extreme fand ich in der Familie der Aeginiden verbunden. Die grössten, bis 1·5 mm messenden Meduseneier besitzt *Polyxenia albescens* (*Cunina albescens* Geg.); die kleinsten Eier sind echten Cuninen eigenthümlich; so fand ich, dass bei *Cunina proboscidea* Mets., deren grössere Individuen die vorher

[1]) Die erste Entwicklung des Geryonideneies, Jen. Zeitschr., Bd. VII, 1873, p. 474, Taf. XXIV, Fig. 1.

[2]) Stud. üb. d. Entw. d. Med. u. Siphonoph., Zeitschrift wiss. Zool., Bd. XXIV, 1874, p. 17, Taf. II, Fig. 1.

genannte Art an Grösse übertreffen, die Eier kaum einen Durchmesser von 0·024 mm erreichen. Zwischen beiden angegebenen Grössen liegt eine umfangreiche Scala, in welche sämmtliche von mir beobachteten Medusen hineinpassen. Ich lasse die von mir erhaltenen Zahlen folgen.

Diameter eines lebendigen Eies:

1. *Cunina proboscidea*	0·024	mm
2. *Aglaura hemistoma*	0·09	"
3. *Tiara leucostyla*	0·09	"
4. *Rathkea fasciculata*	0·11	"
5. *Liriope mucronata*	0·135	"
6. *Octorchis Gegenbauri*	0·14	"
7. *Mitrocoma Annae*	0·14	"
8. *Polyxenia leucostyla*	0·127—0·147	"
9. *Aequorea Forskalii*	0·16	"
10. *Clytia viridicans*	0·16	"
11. *Laodice cruciata*	0·18	"
12. *Sertularia pumila*	0·22	"
13. *Aeginopsis mediterranea*	0·23	"
14. *Nausithoë marginata*	0·23	"
15. *Rhopalonema velatum*	0·24	"
16. *Clytia flavidulum*	0·25—0·27	"
17. *Oceania armata*	0·28	"
18. *Geryonia proboscidalis*	0·23—0·33	" (nach Fol).
19. *Polyxenia albescens*	1·5	"

Aus dieser Tabelle kann man sofort einsehen, dass die Grösse der Meduseneier sich in keinem intimen Zusammenhange mit der allgemeinen systematischen Stellung befindet, wie es schon der Vergleich der Aeginideneier andeutete. Auf der anderen Seite kann man ein bestimmtes Verhältniss zwischen der Grösse und dem Entwicklungsgange der Eier ebenfalls nicht annehmen. Dagegen lässt sich ein gewisser Zusammenhang zwischen der Grösse der Eier und derjenigen des Mutterthieres bei sehr nahe verwandten Medusen nicht verkennen. So besitzt *Geryonia proboscidalis* grössere Eier als *Liriope mucronata* Geg.; auch sind die Eier von *Clytia flavidula* grösser als die der kleineren *Clytia viridicans.*

Die grösste Anzahl Medusen besitzt farblose, durchsichtige Eier, eine Eigenschaft, welche offenbar als Schutz gegen feindliche Angriffe erworben wurde. Es ist hervorzuheben, dass auch

solche Medusen durchsichtige Eier haben, deren Geschlechtsorgane an und für sich auffallend gefärbt sind, wie z. B. *Tiara pileata* Ag. oder *Pandaea conica* Les., was dafür spricht, dass die Durchsichtigkeit im Interesse der Eier selbst durch die Zuchtwahl fixirt wurde. Uebrigens gibt es auch Medusen, welche auffallend undurchsichtige Eier produciren, und zwar nicht nur solche Arten, welche am Abend legen, wie z. B. *Oceania armata* Köll. (Taf. I., Fig. 32), sondern auch Medusen, welche ihre Eier bei Tagsbeleuchtung ablegen, wie z. B. *Rathkea fasciculata* Häck. (Taf. I, Fig. 18). Die Eier der letztgenannten Species erscheinen bei auffallendem Lichte gelblich weiss, bei *Oceania armata* sind sie dagegen milchweiss.[1]) Unter Acraspeden hat *Pelagia noctiluca* undurchsichtige bräunliche oder violettfarbige Eier, *Nausithoë punctata* Köll. ebenfalls undurchsichtige weisse, bläuliche oder violettfarbige und *Nausithoë marginata* Köll. citronengelbe Eier (Taf. X, Fig. 1, 2). Die Repräsentanten der letzteren Gattung versehen übrigens ihre Eier mit Nesselkapseln, welche ihnen wahrscheinlich zum Schutz dienen, wie es bereits von O. Hertwig bemerkt wurde.

Während für Meduseneier Durchsichtigkeit als Regel gilt, bildet sie vielmehr bei Hydroiden eine seltene Ausnahme. So fand ich unter den von mir untersuchten Hydropolypen durchsichtige Eier nur bei Tubularien, während die meisten kreideweisse oder braune (Plumularien) und röthliche oder orangefarbige Eier (Eudendrien) besassen.

Bei den meisten Medusen sind die Eier specifisch schwerer als das Seewasser, so dass sie mehr oder weniger rasch auf den Boden fallen. Eine Ausnahme machen die Eier von *Rhopalonema velatum* Geg., welche im Wasser suspendirt bleiben, was sie wahrscheinlich ihrem grösseren Gehalte an Fett verdanken.

Die Meduseneier werden durch Dehiscenz der Ovarien befreit und gelangen, mit seltenen Ausnahmen, in das Meerwasser. Die Eier werden nicht zu jeder beliebigen Zeit, sondern in eine für jede Art bestimmte Reihe von Stunden abgelegt, wie es für einige Formen bereits von früheren Forschern bemerkt worden ist. So wirft *Aequorea Forskalii* nach Claus[2]) ihre Eier

[1]) Auch Kölliker (Zeitschr. f. wiss. Zool., IV, p. 324) sagt, dass die Eier dieser Art gross und mit „weisslichem Dotter" ausgerüstet sind. Wenn Gegenbaur (a. a. O. p. 28) dagegen behauptet, dass die Eier der *Oc. armati* Köll. klein und ganz durchsichtig sind, so beruht dies offenbar auf einer Verwechslung mit Eiern einer andern Species, was ebenfalls durch unsere auseinandergehenden Angaben über den Furchungsprocess unterstützt wird.

[2]) Unters. üb. Org. u. Entw. d. Medusen, 1883, p. 84.

„in der Nacht oder in den frühen Morgenstunden aus", was auch von Merejkowsky[1]) für *Obelia* angegeben wird. Der letztgenannte Forscher vermuthet dabei eine directe Wirkung des Lichtes, was aber deshalb nicht allgemein anzunehmen ist, weil es Medusen gibt, welche ihre Eier nur am Abend ablegen. Bei solchen Formen, welche dies in der Früh thun, verschiebt sich die Stunde mit der Jahreszeit. So legten *Mitrocoma Annae* Häck. ihre Eier im Januar zwischen 9 und 10 Uhr Morgens, während sie im März bereits zwischen 6 und 7 Uhr Früh dieses Geschäft besorgten. In der folgenden Tabelle stelle ich die von mir beobachteten Thatsachen zusammen, wobei ich die Medusen nicht nach ihrer systematischen Stellung, sondern nach der Zeit des Eilegens ordne.

1. *Mitrocoma Annae* Häck. 6 bis 7 Früh (März), 9 bis 10 Morgens (Januar).
2. *Clytia flavidula mihi*, 8 bis 9 Morgens (März, April).
3. *Ratkea fasciculata* Häck., 10 Morgens (Januar).
4. *Aglaura hemistoma* Per. Les., zwischen 11 bis 1 Nachmittags (April).
5. *Nausithoë marginata* Köll., 12 Mittags (December).
6. *Geryonia proboscidalis* Esch., 12 Mittags (April).
7. *Pelagia noctiluca* Per. Les., 12 bis 2 Nachmittags (December).
8. *Polyxenia leucostyla* Will., 1 bis 3 Nachmittags (März, April).
9. *Liriope mucronata* Geg., zwischen 3 und 4 Nachmittags (December bis März).
10. *Laodice cruciata* L. Ag., zwischen 4 und 5 Nachmittags (Februar bis April).
11. *Aeginopsis mediterranea* J. Müll., 5 bis 6 Abends (December bis Februar).
12. *Oceania armata* Köll., 6 bis 7 Abends (December).
13. *Octorchis Gegenbauri* Häck., 8 Abends (Februar).
14. *Clytia viridicans mihi*, 8 Abends (März, April).

Aus dieser Zusammenstellung kann man erschliessen, dass die ganze Zeit vom Sonnenaufgang bis zum Abende für das Ablegen der Eier verschiedenen Medusen günstig ist und dass nur am Spätabende und Nachts keine Eier befreit werden. Es ist mir sehr wahrscheinlich, dass auch *Aequorea Forskalii* und *Obelia* keine Ausnahmen aus dieser Regel bilden; wenigstens deutet die Beschaffenheit der von Claus in den Morgenstunden

[1]) Histoire du dév. de la Méduse Obelia, Bulletin de la Soc. zool. de France, Bd. VIII, 1883, p. 25.

mit Richtungsbläschen gefundenen Eier darauf hin, dass die letzteren kurz vorher, also etwa zur Zeit des Sonnenaufganges abgelegt wurden. Aus der Angabe Merejkowsky's, dass er um 7 Uhr Früh Blastulae von *Obelia* fand, ist zu schliessen, dass die Eier bereits am vorhergehenden Abende abgelegt worden waren.

Wenn wir noch einen Blick auf die gegebene Tabelle werfen, so überzeugen wir uns davon, dass die Zeit des Eilegens gerade bei nahe verwandten Formen eine sehr verschiedene ist. So legt *Clytia flavidula* am Morgen, während *Cl. viridicans* dasselbe zwölf Stunden später besorgt. Zwischen der Legezeit der *Rathkea fasciculata* und *Oceania armata* verlaufen 8 bis 9 Stunden. Diese Thatsachen erklären sich wahrscheinlich dadurch, dass die verschiedene Zeit des Eilegens als eine Einrichtung zum Ausschliessen der Kreuzung zwischen verschiedenen Species erworben worden ist. Wenn also *Clytia flavidula* am Morgen ihre membranlosen Eier ablegt, so können die letzteren auf Zoospermien solcher Formen, wie *Mitrocoma Annae* oder *Rathkea fasciculata*, stossen, wobei eine Vermischung nicht zu befürchten ist; der Samen der nächstverwandten Art *(Cl. viridicans)*, welcher eine Kreuzung bewerkstelligen könnte, wird zu einer solchen Stunde abgeworfen, wo bereits alle befruchtungsfähigen Eier durch Zoospermien ihrer eigenen Art befruchtet worden sind.

Die Eierstockseier entstehen in Form von Zellen mit einem grossen, bläschenförmigen, je ein Kernkörperchen enthaltenden Kerne. Das anfangs spärliche Eiprotoplasma vergrössert sich bedeutend während des Wachsthums, wobei in ihm theils minimal kleine Körnchen, theils grössere Dotterkörperchen abgesondert werden. Die Reifung des Eies wird durch die Veränderungen des Nucleolus, von welchem eine Menge kleiner Körnchen, abgespaltet werden, eingeleitet (Taf. IV, Fig. 17, 18). Das Kernkörperchen wird dem entsprechend kleiner und lässt sich schliesslich nicht mehr von benachbarten Körnchen unterscheiden. Nach den Angaben O. Hertwig's[1]) und Merejkowsky's[2]) zu urtheilen, erfolgt dieser Vorgang bei *Obelia polystyla* in einer viel früheren Periode, als bei übrigen Medusen. Nachdem sich der Kernsaft durch eine Menge Körnchen getrübt hat, erfährt der Kern ziemlich plötzlich auffallende Veränderungen. Bei Betrachtung des lebenden Objectes, scheint das Keimbläschen

[1]) Beitr. z. Kenntn. d. Bildung, Befrucht. u. Theil. d. thier. Eies, II., Morphol. Jahrb., Bd. IV, 1878, p. 179, Anm. 2.

[2]) A. a. O., p. 23.

ganz verschwunden; erst bei der Behandlung mit Reagentien (z. B. mit zweiprocentiger Essigsäure) tritt dasselbe ganz an der Peripherie des Eies in Form eines unregelmässig contourirten Gebildes hervor (Taf. IV, Fig. 19), welches einen homogenen protoplasmaähnlichen Kernstoff enthält. Auf weiteren Stadien verwandelt sich der Kerninhalt in die consistent erscheinende Kernspindel, in welcher man neben zarten Fäden auch einzelne Chromatinkörner unterscheidet. (Taf. IV, Fig. 20). Ein so umgestalteter, etwas in die Tiefe hineingerückter Kern erscheint an seinen beiden horizontal gelegten Polen mit strahlenförmigen Figuren in Verbindung. So beginnt die Bildung der sogenannten Richtungskörperchen, oder besser Richtungszellen, deren Vorhandensein bei Medusen meines Wissens zuerst von O. Hertwig constatirt wurde. Seine Angaben beziehen sich vorzugsweise auf die Eier der Acraspedengenera Pelagia und Nausithoë, während die Mittheilungen über Aeginopsis, als Repräsentanten der Craspedoten, sehr mangelhaft sind. Die Beobachtung der Richtungszellen der letztgenannten Gruppe ist dadurch erschwert, dass die Eier der Craspedoten nackt sind, weshalb die Richtungszellen bald nach ihrer Bildung abfallen und vollständig aus dem Auge schwinden. In der neueren Zeit sind die Richtungszellen der *Aurelia aurita* und *Aequorea Forskalea* von Claus beschrieben worden.

Ich selbst habe die betreffenden Gebilde, ausser *Nausithoë*, *Aurelia* (bei der letzteren habe ich sie auf Madeira im Jahre 1872 gefunden), noch bei *Clytia flavidula*, *Mitrocoma Annae*, *Laodice cruciata* und *Rathkea fasciculata* beobachtet. Ich zweifle nicht, dass sie auch anderen Medusen nicht fehlen, nur habe ich keine directen Ermittelungen gesammelt, zumal es mit gewissen Schwierigkeiten verbunden ist.

Nachdem sich die beschriebene Kernspindel gebildet hat, tritt aus dem Zellenleibe ein amöboider Fortsatz hervor (Taf. IV, Fig. 21), welcher sich bald ganz ablöst, nur durch einen dünnen Faden mit der Eizelle im Zusammenhange bleibend (Fig. 22). Wenn dieses geschehen ist, tritt an der Eiperipherie auf einmal ein helles, scharf cintuirtes Bläschen auf, welches nunmehr den Eikern repräsentirt. Bei *Mitrocoma Annae* fand ich überhaupt nur eine einzige Richtungszelle (Taf. III, Fig. 20), bei *Clytia flavidula* (Taf. II, Fig. 1) und *Nausithoë marginata* (Taf. X, Fig. 1—8) je zwei, bei *Laodice cruciata* (Taf. IV, Fig. 23) und *Rathkea fasciculata* (Taf. I, Fig. 18, 19) je drei Richtungszellen. Während bei einigen Medusen, wie *Clytia flavidula*, die Ausstossung der Richtungszellen noch im Eierstocke erfolgt, findet

dieser Vorgang bei anderen, wie z. B. *Laodice cruciata, Mitrocoma Annae,* wenige Minuten nach dem Eilegen statt. Nur in seltenen Fällen, wie bei den mit einer Gallerthülle versehenen Acraspedeneier, oder bei den nackten Eiern von *Rathkea fasciculata,* bleiben die Richtungszellen während der Furchung bestehen: in der grossen Mehrzahl der Fälle lösen sie sich dagegen sofort nach ihrer Bildung von dem Ei ab, womit der beste Nachweis geliefert wird, dass sie nicht nur bei der Furchung, sondern auch bei der Befruchtung keine Rolle mitspielen.

Dass die Richtungszellen wirkliche Zellen repräsentiren, geht nicht nur aus den hinlänglich über verschiedene Thiere festgestellten Thatsachen, sondern auch aus directen Ermittelungen an Medusen hervor. So habe ich bei Behandlung mit Essigsäure deutliche Kerne an Richtungszellen von *Nausithoë marginata* wahrgenommen (Taf. X, Fig. 3), die O. Hertwig'sche Angabe damit völlig bestätigend. Bei Craspedoten gelingt dieses Experiment gewöhnlich nicht, weil durch den fliessenden Tropfen die lose anliegenden Richtungszellen sofort abgespült und entfernt werden.

Nach der Abstossung der Richtungszellen, erhalten wir reife, befruchtungsfähige Meduseneier. Bei Craspedoten, sowie bei *Geryonia proboscidalis* erscheinen sie, trotz der entgegengesetzten Angabe Fol's, vollkommen nackt. Die Eihaut dieses Forschers (a. a. O. Taf. XXIV, Fig. 1, c) findet sich auch auf dem vierzelligen Furchungsstadium wieder (Fig. 3, c) und stellt offenbar nur den äusseren Contour des Eies, respective der Blastomeren dar. Bei der Nachuntersuchung habe ich sowohl an lebenden als an mit Essigsäure behandelten Eiern derselben Species eine Eihülle nicht sehen können. Auf das Fehlen der letzteren deutet auch die Abwesenheit der Richtungszellen hin, welche durch eine Eihaut gewöhnlich zurückgehalten werden. Eine Schleimhülle, wie sie Fol bei Geryonia beschreibt, kommt auch einigen anderen Craspedoten zu; so habe ich sie deutlich bei Rathkea beobachtet (Taf. 1, Fig. 32).

Unter den Acraspeden unterscheiden sich die Eier von Nausithoë durch ihre mit Nesselkapseln versehene Schleimhülle (Taf. X, Fig. 1), wie es zuerst von O. Hertwig (a. a. O. p. 181, Anm. 1) hervorgehoben und von mir bestätigt worden ist. Bei Aurelia und Pelagia findet sich dagegen (vgl. Claus a. a. O. Taf. 1, Fig. 1—5, p. 2) eine dünne, structurlose Membran vor.

Im Ei-Inhalte der Medusen finden wir die bereits von Fol unterschiedenen Ecto- und Endoplasmaschichten wieder. Bei mehreren Repräsentanten sind diese Gebilde wenig von einander

geschieden, wie bei *Rhopalonema velatum*, die beiden Clytien (Taf. II, Fig. 1, 2) *Laodice cruciata* (Taf. IV, Fig. 23), *Thiara pileata* (Taf. I, Fig. 1), *Oceania armata* (Taf. I, Fig. 32), *Polyxenia leucostyla* (Taf. VIII, Fig. 2); bei einigen anderen Craspedoten, wie namentlich bei *Liriope mucronata* (Taf. V, Fig. 2) und besonders bei *Rathkea fasciculata* (Taf. I, Fig. 18), sind die beiden Schichten dagegen scharf von einander gesondert. Das Ectoplasma ist dichter, mehr oder weniger homogen oder mit sehr feinen Körnchen versehen; das Endoplasma beherbergt dagegen gröberes Dottermaterial, zwischen welchem ein Maschennetz von Protoplasma ausgebreitet ist. Das Deutoplasma ist entweder durch kleinere durchsichtige oder undurchsichtige Körnchen (Taf. 1, Fig. 18, Taf. II, Fig. 2 etc.) oder durch grössere Dotterkügelchen vertreten; die letzteren können ganz durchsichtig sein, wie bei *Rhopalonema velatum* und *Aglaura hemistoma* (Taf. VII, Fig. 1, 2) oder erscheinen gefärbt und undurchsichtig, wie z. B. bei Nausithoë (Taf. X, Fig. 1). Der Eikern ist entweder ganz im Ectoplasma eingebettet (Taf. VII, Fig. 2) oder liegt zum Theil vom Ecto-, zum Theil aber vom Endoplasma umgeben (Taf. I, Fig. 18, Taf. V, Fig. 2); in allen Fällen befindet er sich in der Peripherie des Ei-Inhaltes und tritt bisweilen ganz an die äussere Grenze desselben (Taf. I, Fig. 1, Taf. III, Fig. 21).

Der Eikern erscheint in Form eines scharf contourirten runden, ovalen oder leicht birnförmigen Bläschens, welches bei Beobachtung lebender Objecte gewöhnlich ganz wasserklar durchsichtig ist. Bei Behandlung mit Reagentien (Gemisch von Essig- und Osmiumsäure oder mit einer von diesen Säuren allein) tritt in seinem Innern entweder ein feinkörniger Niederschlag allein (Taf. V, Fig. 2) oder es kommt noch ein centrales, nucleolenartiges Gebilde zum Vorschein (Taf. VII, Fig. 2). Einen eigenthümlichen, aber constanten Bau fand ich im reifen Eikerne der *Clytia flavidula* vor; das birnförmige Bläschen besass oben ein aus vier Körnchen zusammengesetztes, rosettenförmiges Gebilde und in seinem untern Dritttheile einen nebelförmigen homogenen Niederschlag (Taf. II, Fig. 3). Die Bedeutung dieser Structurverhältnisse ist mir unbekannt geblieben.

Während Gegenbaur[1]) in den Eiern der von ihm untersuchten Oceaniden ein grosses, bei der Furchung sich theilendes Keimbläschen gesehen zu haben glaubte, nahm ich in meinen „Studien" an, dass das Keimbläschen im reifen Ei verschwindet, um erst nach der Befruchtung durch den „Nucleus der ersten

[1]) Zur Lehre vom Generationswechsel etc., p. 24, 28.

Embryonalzelle" ersetzt zu werden. Fol (a. a. O. p. 474) sah im befruchteten Geryonidenei das Keimbläschen, welches jedoch nach seiner Meinung mit dem Keimbläschen des unbefruchteten Eies nicht identificirt werden konnte. „Ob der Kern des befruchteten Eies vom Kerne oder vom Kernkörperchen des unbefruchteten abstammt, oder ob diese Gebilde bei der Befruchtung verschwinden, um einer Neubildung Platz zu machen", hat Fol unentschieden gelassen. Erst nachdem die entsprechenden Vorgänge an günstigeren Objecten erforscht wurden, ist es O. Hertwig gelungen, die betreffenden Verhältnisse auch an Meduseneiern aufzuklären. So fand er, dass das Keimbläschen bei der Bildung der Richtungszellen einen wichtigen Antheil nimmt und als Ueberbleibsel den von ihm genannten Eikern erzeugt. Damit wurde auch der Beweis geliefert, dass der Kern „der ersten Embryonalzelle" noch vor der Befruchtung und ganz unabhängig von derselben gebildet wird. Als ich in der neueren Zeit mit Hilfe verbesserter Technik den Gegenstand nachuntersuchte, konnte ich mich von der Richtigkeit der O. Hertwig'schen Annahme überzeugen (wie es aus obiger Darstellung klar hervorgeht), zugleich aber auch sehen, wie schwierig und oft unmöglich der Nachweis einer genetischen Verbindung zwischen dem Keimbläschen und dem Eikerne bei vielen Medusen ist.

Die Eier der Hydropolypen sind mit denjenigen der Hydromedusen überhaupt sehr ähnlich gebaut. Zum grossen Theil sind sie membranlos, wie es schon von R. Bergh[1]) und anderen Forschern bemerkt wurde. Im Protoplasma ist eine grosse Anzahl feiner, aber undurchsichtiger Dotterkörnchen suspendirt, welche entweder gleichmässig im ganzen Ei-Inhalte verbreitet oder mehr in der centralen Schicht concentrirt sind. Die Scheidung in Ecto- und Endoplasma ist besonders scharf bei Eudendrium ausgeprägt, wo die erstgenannte Schicht mit einer Menge kleiner, bei durchfallendem Lichte schwarzer Körnchen angefüllt ist, während das Endoplasma nur wenige solcher Körnchen, dafür aber gröbere, orange oder röthlich gefärbte Dotterkugeln enthält. Das Keimbläschen, resp. der Eikern stimmt mit entsprechenden Gebilden bei Medusen durchaus überein. Während bei den meisten Hydropolypen die Eizelle durch gewöhnliche Assimilation an Grösse zunimmt, findet bei Tubularia, wie es zuerst Balfour[1]) gezeigt hat, ein Wachsthum der Eistockseier durch

[1]) Stud. üb. d. erste Entw. d. Eies von *Gonothyraea* Loveni, Morphol. Jahrb. Bd. V, 1879, p. 27.

[2]) Handb. d. vergl. Embryol. Deutsch von Vetter, Bd. I, 1880, p. 28.

actives Auffressen benachbarter Zellen statt, eine Angabe, welche ich durchaus bestätigen kann. Wahrscheinlich kommt derselbe Vorgang auch bei der Bildung der Hydraeier vor.

Die Befruchtung habe ich bei *Mitrocoma Annae* Häck., also bei derselben Meduse, welche als Object für die bezüglichen Forschungen O. Hertwig diente, beobachtet. Es geschah aus dem Grunde, weil diese Species (obwohl deren Eier lange nicht homogen und körnchenfrei sind) für die betreffende Untersuchung verhältnissmässig günstige Eier besitzt und dieselben in den frühen Morgenstunden ablegt. Es bildet sich vor der Befruchtung an demjenigen Theile des Ectoplasma, welcher sich in nächster Nähe zum Eikerne befindet, eine seichte, uhrglasförmige Vertiefung (Taf. III, Fig. 22), welche wohl durch active Thätigkeit des Protoplasma hervorgebracht wird. Das Samenkörperchen begibt sich nun in diese Vertiefung (Taf. III, Fig. 22, 23) und dringt rasch in das Ei durch, worauf es bei Beobachtung lebender Objecte sich sofort dem Auge entzieht; bisweilen bleibt es dagegen auf längere Zeit in dem Grübchen stehen, wobei es dann zur Befruchtung nicht kommt. Um das weitere Schicksal des eingedrungenen Zoosperms zu ermitteln, habe ich die befruchteten Eier mit einer halbpercentigen Osmiumsäure behandelt und dann mit in Glycerin verdünntem Beale'schen Carmin gefärbt. Unter solchen Umständen konnte ich das nunmehr geissellose, zum sog. Spermakern gewordene Samenthierchen neben dem Eikerne deutlich wahrnehmen. Oft lag dasselbe seitlich an dem Eikerne (Taf. III, Fig. 24, 25), während es in anderen Fällen sich unterhalb der letzteren fixirte (Fig. 25). Dabei konnte man eine allmälige, bis zu einem gewissen Grade fortschreitende Grössenzunahme des Spermakernes wahrnehmen, worauf es sich in einer intimeren Weise mit dem Eikerne verband. An einigen Eiern erschien der Spermakern schwächer construirt (Taf. III, Fig. 27); ob er sich aber definitiv mit dem Eikerne verschmilzt, wie es O. Hertwig, Fol und andere lehren, oder ob er selbständig weitere Metamorphosen erfährt, wie es Ed. v. Beneden behauptet, konnte ich wegen der Unzuverlässigkeit der Bilder nicht entscheiden. Ueber die Reihenfolge der Stadien orientirte ich mich nach der Beschaffenheit der Ectoplasmagrube, welche sich nach dem Eindringen des Samenkörperchens allmälig wieder ausbreitete. Dass dabei active Protoplasma-Bewegungen eine wichtige Rolle spielen, wird durch Austreibung feiner amöboider Fortsätze bewiesen (Taf. III, Fig. 24—28), welche letzteren noch nach der Ausgleichung der Vertiefung eine Zeit lang bestehen. Nicht selten fand ich am Boden der Gefässe

unbefruchtete Mitrocoma-Eier, in welchen der Spermakern, weit vom Eikerne gelegen (Fig. 28), scheinbar verirrt war und offenbar deswegen seine befruchtende Wirkung nicht ausüben konnte. An solchen Eiern, ebenso wie an denjenigen mit gelungener Befruchtung, konnte ich ebenso wenig wie O. Hertwig die Bildung einer Strahlenfigur wahrnehmen.

Wenn meine Darstellung des Befruchtungsactes im Ganzen mit der gegenwärtig herrschenden, von O. Hertwig zuerst bahnbrechend aufgestellten Lehre übereinstimmt, so weicht sie doch in manchen Punkten von den speciell über *Mitrocoma Annae* von demselben Forscher gemachten Angaben ab. So meint O. Hertwig (a. a. O. p. 183), dass die Grube, die an der Peripherie des Eies entsteht, sich nur an solchen Eiern bildet, welche längere Zeit unbefruchtet im Meerwasser verweilen. Dieses Missverständniss löst sich aber ohne Mühe, wenn wir uns daran erinnern, dass O. Hertwig den Vorgang des Eindringens nicht beobachtete: er beschreibt nur ein solches Befruchtungsstadium, wo der Spermakern bereits knospenförmig den Eikern umlagerte, ein Stadium also, welches unserer Fig. 26 entspricht, und an welchem die Grube sich bereits ausgeglichen hat. So konnte er die letztere nur an denjenigen der unbefruchteten Eier wahrnehmen, welche dieselbe längere Zeit behielten.

Die von mir untersuchten unbefruchtet gebliebenen Eier zeigten entweder gar keinen Samenkern oder einen solchen in weiter Entfernung vom Eikerne. Eine Polyspermie konnte ich in keinem Falle entdecken, was vielleicht durch die eine solche verhindernde Einrichtung der Eizelle erklärt werden kann.

Die von O. Hertwig[1] und einigen anderen Forschern neuerdings aufgestellte Behauptung, dass der Eikern und der Spermakern das theoretisch von Nägeli aufgestellte Idioplasma darstellen, findet in den Ermittelungen an Medusen keine Bestätigung. Nach dem Grundprincipe Nägeli's soll das Idioplasma im weiblichen und männlichen Geschlechte quantitativ gleichartig sein. Nun aber, so lange wir die beiden Gebilde im Mitrocoma-Ei verfolgen konnten, sind sie ihrer Grösse nach sehr verschieden, was auch mit entsprechender Angabe O. Hertwig's übereinstimmt. Wenn der letztere dieser Erwiderung durch die Annahme, „dass wir trotz der Grössenverschiedenheit eine Aequivalenz der festen, wirksamen Bestandtheile annehmen dürfen" (a. a. O. p. 287), entgegen zu kommen glaubt, so ist doch leicht

[1]) Das Problem der Befruchtung, Jen. Zeitschr., Bd. XVIII, 1885, p. 286 ff.

einzusehen, dass dieser Angabe gemäss nicht der ganze Eikern, sondern nur ein unbestimmter Theil desselben dem Idioplasma entspricht. Wenn der festere Theil des Eikernes schlechthin als der „wirksame" bezeichnet wird, so ist dagegen zu bemerken, dass diese Annahme durch nichts gestützt wird und *a priori* deshalb nicht ohne weiteres anzunehmen ist, weil im Ei-Inhalte das festere Deutoplasma weniger wirksam als das weichere Protoplasma ist. Uebrigens ist der Consistenzunterschied des Ei- und Spermakernes bei Mitrocoma bei weitem nicht so bedeutend, wie die Verschiedenheit in der Grösse beider Theile. Wenn wir dabei noch bedenken, wie stark bei nahe verwandten Thieren die Zoospermien in ihrem Bau und in ihrer Grösse von einander unterschieden sind (die auffallend grossen Samenkörperchen von Cunina, Amphiura, Cypris etc.) und wie complicirt die Structur mancher von ihnen ist, so können wir uns nicht des Gedankens enthalten, dass nur ein Bruchtheil des Zoospermkopfes aus Idioplasma besteht. Wollte man, an die Darstellung Ed. von Beneden's anknüpfend, das letztere nur im Chromatin sehen, so würde eine solche Annahme ebenfalls äusserst unsicher sein. Mit dem Gesagten will ich übrigens nur andeuten, dass, so wichtig die neueren Ergebnisse über die Befruchtungsvorgänge auch sind, so erscheinen sie doch noch keineswegs so weit vorgeschritten, um die Fragen über das Wesen der Vererbung und der Befruchtung ernstlich spruchreif zu machen.

ZWEITES CAPITEL.

Die drei ersten Furchungsstadien.

Variationen der ersten Furchung. Ringförmige und schneidende Furchen. — Zweite meridionale Furchung. Centripetale und centrifugale Furchen. — Dritte Furchung.

Es ist schon seit Langem bekannt, dass die Meduseneier eine totale Furchung erleiden, welche bei ihnen mit einer grösseren oder geringeren Regelmässigkeit verläuft und entweder eine hohle Blase — Blastula — oder eine solide Morula erzeugt. Die früheren Forscher begnügten sich mit dem Nachweise, dass das Ei sich in zwei, vier etc. gleich grosse Furchungskugeln theilt, welche einen Keim zusammensetzen, um die sogenannte Planula darzustellen. Bei der Menge noch ungelöster Hauptfragen aus der Embryologie der Medusen stellte man die Furchung auf einen hinteren Plan oder ignorirte sie sogar gänzlich. Erst in neuerer Zeit, nachdem man sich über die allgemeinen Entwicklungserscheinungen der Medusen mehr orientirt hat, hat man die grosse Bedeutung der Vorgänge der Furchung anerkannt und dieselben einer genaueren Untersuchung unterworfen. In dieser Beziehung sind die Arbeiten von Fol und namentlich von Claus hervorzuheben. Der letztere [1]) konnte den allgemeinen Gang der Furchung bei einigen Acraspeden (Aurelia, Chrysaora) und bei *Aequorea Forskalii* verfolgen und zugleich constatiren, dass bei der eben erwähnten craspedoten Meduse der Vorgang nicht so äqual wie bei den Acraspeden erfolgt.

Wie wir gesehen haben, bleibt der Eikern an der Peripherie des Eies liegen, wo er auch den Spermakern trifft. Auch nach der Befruchtung behalten die beiden miteinander ver-

[1]) Unters. üb. d. Organ. u. Entw. d. Med., 1883, p. 1—5, 84, 85.

bundenen Kerne ihre Lage in der Nähe desjenigen Poles, aus welchem die Richtungszellen ausgetreten sind und welcher gewöhnlich als animaler Pol bezeichnet wird. Hier bildet sich die äquatorial gelegene Kernspindel, welche wie sonst aus Achromatinfasern und der chromatischen Substanz zusammengesetzt ist und an beiden Enden von sternförmigen Strahlenfiguren begleitet wird (Taf. II, Fig. 4). Nachdem sich die beiden neuen Kerne angelegt haben, und zur Zeit als sie noch durch achromatische Fasern mit einander verbunden sind, beginnt am Ectoplasma des Eies die Bildung der ersten Furche. Während die meisten Forscher übereinstimmend angeben, dass die erste Furche eine meridionale ist, welche vom oberen Pole ausgeht und das Ei in eine linke und rechte Hälfte zertheilt, behauptet Häckel[1]) im Gegentheil, dass dieselbe das Ei in eine animale und eine vegetative Zelle zerklüftet, folglich, dass sie eine äquatoriale ist, wie bei einigen Mollusken. Richtig ist indessen die erstere Meinung, so dass ich als allgemeine Regel aufstellen kann, dass bei sämmtlichen beobachteten Medusen die erste Furche eine meridionale ist; bei der gewöhnlichen Orientirung kann sie als sagitale bezeichnet werden. Bei allen von mir untersuchten Arten beginnt sie am oberen Eipole, was wohl durch die Nachbarschaft der Kernspindel zu erklären ist; die einzige Ausnahme macht *Aeginopsis mediterranea*, bei welcher von Anfang an eine ringförmige Furche auftritt, welche zu gleicher Zeit und in ganz gleicher Tiefe an beiden Eipolen, respective an dem sagitalen Meridiane des Eies wahrzunehmen ist (Taf. IX, Fig. 2), was an die gleichen Verhältnisse bei so vielen Thieren (z. B. Echinodermen) erinnert. An *Aeginopsis* schliessen sich zunächst andere hypogenetische Formen an, wie *Polyxenia leucostyla*, *Aglaura hemistoma* und *Liriope mucronata*, bei welchen zwar die erste Furche am oberen Eipole entsteht, aber sich bald darauf ringförmig ausbreitet und deshalb in geringerer Tiefe auch am unteren Eipole erscheint (Taf. VII, Fig. 3; Taf. VIII, Fig. 3, 4). Bei den übrigen Medusen, bei welchen ich die Furchung genauer verfolgte (*Rathkea fasciculata*, *Clytia flavidula*, *Mitrocoma Annae*, *Nausithoë marginata*), beginnt die erste Furche ebenfalls am animalen Pole und breitet sich durch das Ei durch, dasselbe in zwei Hälften schneidend, wobei sie allmälig bis zum unteren Pol gelangt. Wenn eine solche plane Furche bereits einen grossen Theil des Eies zerschnitten hat, bleiben die sich bildenden Blasto-

[1]) Metagenesis u. Hypogenesis von *Aurelia aurita*. Jena 1881, p. 10.

meren durch eine untere Brücke verbunden (Taf. X, Fig. 4), welche schliesslich zu einem feinen Ectoplasmafaden verringert wird (Taf. X, Fig. 5), der sich dann gänzlich zurückzieht. Dieser Vorgang beruht offenbar auf einer activen Protoplasmabewegung, welche auch direct an den unteren Enden der Blastomeren wahrgenommen werden kann (Taf. I, Fig. 19).

Wir können somit als Regel aufstellen, dass bei hypogenetischen Medusen die erste Furche eine circuläre ist, so dass die sich bildenden Blastomeren am längsten durch ihre centralen Punkte zusammengehalten bleiben (Taf. VIII, Fig. 5, 6), während bei metagenetischen Medusen (sowohl Craspedoten als Acraspeden) dieselbe Furche eine schneidende ist, wobei die beiden Hälften durch eine am vegetativen Pole befindliche Brücke eine Zeitlang in Verbindung bleiben. Dass die beiden Bildungsarten nicht so schroff gegenüberstehen, beweisen solche Formen, wo die Furche oben anfängt, um erst etwas später sich ringförmig auszubreiten.

Auch der Zeitpunkt des Auftretens der ersten Furche ist manchen Schwankungen unterworfen. So beginnt derselbe weniger als eine Stunde nach dem Eierlegen bei *Aglaura hemistoma*, eine bis anderthalb Stunden bei *Rathkea fasciculata*, *Clytia flavidula*, *Mitrocoma Annae*, *Liriope mucronata*, *Polyxenia leucostyla*, drei Stunden bei *Aeginopsis mediterranea*, noch etwas länger bei *Oceania armata*; die längste Zeit der Bildung der Furche habe ich bei *Nausithoë marginata* beobachtet, wo sie fast vier Stunden nach dem Eierlegen anfing. Aus diesen Thatsachen geht mit Evidenz hervor, dass der betreffende Zeitpunkt desto grösser ist, je grösser das Ei selbst ist. Diese Regel erleidet nur insofern eine gewisse Beschränkung, als die Eier von *Nausithoë*, welche sich am spätesten zu furchen beginnen, kleiner als die Eier von *Oceania armata* sind, bei welchen dieser Process etwas früher anfängt. Uebrigens darf man nicht die Zeit sehr genau nehmen, da auch individuelle Schwankungen vorkommen.

Nachdem sich das Ei in zwei ganz gleiche Blastomeren, bei welchen die ruhenden, bläschenförmigen Kerne auch bei Beobachtung lebender Objecte zum Vorschein kommen, getheilt hat, treten die beiden ersten Zellen in eine nähere Verbindung miteinander, indem sie sich allmälig mit immer grösserer Fläche berühren. Diese Verhältnisse erscheinen ausgeprägt bei hypogenetischen Medusen mit ringförmiger sagitaler Furche (Taf. VIII, Fig. 6—8), während sie bei metagenetischen Formen mehr oder weniger übersprungen werden, da bei diesen in

Folge der schneidenden Ausbreitung der Furche die beiden Blastomeren nicht so weit von einander getrennt werden. Wenn wir annehmen, dass die ringförmige Furche eine ursprünglichere Form als die schneidende darstellt, so können wir den Grund für die Entstehung der letzteren gerade in der dabei erzielten Verkürzung im Entwicklungsgange vermuthen.

Die zweite Furche verläuft ebenfalls meridional, nur in einer unter rechtem Winkel die erste durchkreuzenden Ebene; diese Furche werden wir von nun an als frontale bezeichnen. So ausgesprochen circulär, wie die sagitale bei Aeginopsis war, finden wir sie bei keiner der von mir untersuchten Medusen wieder. Bei derselben Aeginide, sowie bei Liriope (Taf. IX, Fig. 3, 4; Taf. V, Fig. 3, 4) ist die circuläre Anordnung der zweiten Furche noch deutlich erhalten, nur ist sie bei weitem viel tiefer auf der äusseren Hälfte der beiden Blastomeren als auf ihrer inneren Oberfläche. Bei *Polyxenia leucostyla* ist die frontale Furche schon deutlich halbringförmig (Taf. VIII, Fig. 9—11), wobei sie, an der äusseren Hälfte beginnend, sich schneidend bis zur Berührungsfläche beider Blastomeren fortschreitet. Bei dem raschen Wachsthume der Furche bilden sich an ihren Rändern mehrfache Falten des Ectoplasma, welche bei manchen Formen (z. B. bei Geryonia, Liriope u. a.) an verschiedenen Furchungsstadien hervortreten. Obwohl bei übrigen von mir untersuchten Medusen die frontale Furche stets eine schneidende ist, so ist sie doch lange nicht bei allen gleichförmig. Bei *Tiara pileata* (Taf. I, Fig. 3) beginnt sie, ebenso wie bei *Polyxenia leucostyla*, an der äusseren Fläche der Blastomeren, welche mit ihren inneren geraden Flächen sich gegenseitig der ganzen Länge nach berühren; solche Furchen werden wir als centripetale bezeichnen. Bei *Rathkea fasciculata* (Taf. I, Fig. 20, 21), *Oceania armata* (Taf. I, Fig. 33), *Clytia flavidula* (Taf. II, Fig. 6), *Mitrocoma Annae*, *Laodice cruciata* und *Nausithoë marginata* (Taf. X, Fig. 6) erscheint die frontale Furche zunächst an der inneren Berührungsfläche der Blastomeren, wobei sie einen noch ausgesprocheneren schneidenden Charakter zeigt, indem sie sich nicht sogleich auf die übrige Oberfläche halbzirkelförmig ausdehnt, sondern ganz allmälig durch die ganze Tiefe der Blastomeren hinzieht. Solche Furchen können als centrifugal bezeichnet werden. Der Unterschied beider Formen ist so auffallend, dass er oft bei der Isolirung sich furchender Eier aus dem Auftriebe oder aus einem Glase, in welchem mehrere Medusenarten gelaicht haben, gute Dienste leistet. Ich muss hier sogleich bemerken, dass die Furchenform

sowohl bei den zwei ersten Furchungen als auch auf späteren Stadien für verschiedene Arten constant ist und keine namhaften individuellen Unterschiede aufweist. Dass sie nicht etwa durch die Lage der Kernspindel bestimmt wird, geht aus solchen Beispielen hervor wie *Polyxenia leucostyla*, wo, trotzdem dass diese Spindel näher an die innere Fläche der Blastomeren liegt, (Taf. VIII, Fig. 8), die Furche doch auf der äusseren Hälfte beginnt. Andere Belege werde ich bei der Darstellung weiterer Furchungsstadien beibringen.

Die Betrachtung der frontalen Furchung bringt uns einen neuen Beweis für die Annahme, dass die schneidende Furche aus der circulären hervorgegangen ist, welch' letztere somit einen ursprünglichen Typus darstellt. Aus ihm lassen sich sowohl centripetale als centrifugale Furchen ungezwungen ableiten, während die ersteren nicht in die letzteren unmittelbar übergehen können.

Die Blastomeren werden bei der Furchung durch ihren unmittelbaren Contact zusammengehalten, wobei bisweilen eigenthümliche kreuzartige Verbindungen zu Stande kommen, wie es die Fig. 20, 21 (Taf. I) veranschaulichen. Im Allgemeinen lässt sich bemerken, dass je tiefer die Furche zwei brüderliche Blastomeren zertheilt, diese sich desto intimer mit den benachbarten, also sozusagen vetterlichen Blastomeren vereinigen. So entstehen im vierzelligen Furchungsstadium zwei Paar Blastomeren (Taf. VIII, Fig. 10—12 $a + b$ und $a' + b'$), welche sich zusammen, d. h. paarweise verschieben (vgl. auch Taf. I, Fig. 5, 22), wobei ein Paar sich oft um einen rechten Winkel über dem anderen dreht. Da die bei weitem meisten Meduseneier membranlos sind, so ist es klar, dass die Blastomerenverbindung eine grosse Bedeutung für das Zusammenhalten des ganzen Embryo gewinnt. Unter solchen Umständen bringt der Ersatz der circulären Furchen durch halbcirculäre oder schneidende einen entschiedenen Vortheil, da bei den letzteren Formen die Blastomeren nicht so weit von einander getrennt werden. Wie gross die Bedeutung des zelligen Zusammenhaltes für das Wohl der Art ist, zeigt uns das Beispiel der *Oceania armata*, bei welcher eine wahre Blastomerenanarchie herrscht. Sobald sich das Ei in zwei Furchungskugeln getheilt hat, fangen sie an, sich von einander zu trennen, um nur in einem kleinen Punkte zusammengehalten zu werden. In diesem Zustande theilen sie sich noch einmal (Taf. I, Fig. 33), wobei die neugebildeten Blastomeren ebenfalls nur ganz lose verbunden bleiben. Unter solchen Verhältnissen, welche, wie wir sehen werden, sich auch auf späteren

Stadien wiederholen, geschieht es sehr oft, dass die Blastomeren ganz auseinandergehen, so dass es gar nicht zur Larvenbildung kommt. Anstatt ausgebildeter Embryonen findet man dann am Boden der Gefässe nur isolirte Blastomeren, welche bald zu Grunde gehen. Bei den Thieren, deren Eier von einer Membran geschützt sind, brauchen die Blastomeren nicht so fest miteinander verbunden zu sein, so dass bei ihnen der ursprüngliche circuläre Modus der Furchung keine Nachtheile mit sich bringt und auch factisch besteht, wie es auch aus den Abbildungen Fol's [1]) bezüglich der Asterien und Sagitten hervorgeht und wie ich mich mehrfach selbst überzeugen konnte.

Ich habe schon beiläufig erwähnt, dass die Blastomeren sich während der Furchung bedeutend verschieben. Sehr auffallend habe ich diese Bewegungen bei Mitrocoma und Nausithoë gefunden, wo die beiden ersten Blastomeren sogleich nach dem Beginne der frontalen Furchung sich um 90⁰ drehen, so dass sie nunmehr parallel zu liegen kommen; die beiden neuentstandenen Furchen, welche kurz vorher gegenüberlagen, erscheinen dabei nebeneinander liegend und nach aussen offen. Aber noch vor dem Schlusse der zweiten Furchung kehren die Blastomeren auf ihre frühere Lage zurück, wozu sie eine neue Bewegung von 90⁰ vollziehen. Nachdem das Ei sich in vier Zellen getheilt hat, vereinigen sich die Blastomeren in der vorher beschriebenen Weise zu zwei Paaren, wobei sie neue Bewegungen ausführen. Diese beschränken sich in vielen Fällen auf eine geringe Verschiebung, wobei die Blastomeren in eine festere Verbindung mit einander kommen und eine kreuzförmige Figur darstellen, welche für das betreffende Stadium der Medusen überhaupt sehr charakteristisch ist (m. vgl. Taf. VIII, Fig. 12, 13; Taf. IX, Fig. 5, 6; Taf. VII, Fig. 5). In anderen Fällen dreht sich ein Blastomerenpaar um einen rechten Winkel (Taf. I, Fig. 5 u. 22), worauf es dann wieder zurückkehrt. Solche Bewegungen, welche anscheinend zwecklos, trotzdem aber constant und ganz regelmässig sind, mögen eine Bedeutung für die molecularen Vorgänge bei der Zelltheilung haben.

Von der allgemeinen Regel, dass die vier ersten Blastomeren bei sämmtlichen untersuchten Medusen gleich gross sind, habe ich nur eine Ausnahme gefunden. Bei *Polyxenia leucostyla*, wo die Abweichungen in dem Gange des Furchungs-

[1]) Recherches sur la fécondation, 1879, Taf. VI, Fig. 8—10; Taf. VII, Fig. 6, 7, Taf. X, Fig. 12—15.

processes überhaupt sehr bedeutend sind, zeichnen sich einige vierzellige Exemplare durch ungleiche Grösse der Blastomeren aus, so dass auf zwei grösseren ein Paar kleinere Zellen aufsitzen (Taf. VIII, Fig. 14).

Nachdem die vier Blastomeren sich zur kreuzförmigen Figur gruppirt haben, schicken sie sich zur dritten Furchung an, welche bei sämmtlichen Medusen eine äquatoriale ist. Der Modus, wie sie sich vollzieht, ist bei verschiedenen Arten ein verschiedener, stimmt aber mit den vorhergehenden Furchungen nicht unbedingt überein. So ist die äquatoriale Furche bei *Rathkea fasciculata* (Taf. I, Fig. 23, 24) und *Nausithoë marginata* ausgesprochen circulär, während die beiden ersten Furchungen scharf centrifugal waren. Bei Liriope wird diese Furche dagegen centripetal. Bei den meisten Medusen behält die dritte Furche indessen den früheren Modus der Ausbildung. (Taf. I, Fig. 6 *Thiara leucostyla*, Taf. II, Fig. 8 *Clytia flavidula*).

Seit dem achtzelligen Stadium beginnt insofern ein bedeutender Unterschied zwischen verschiedenen Medusen, als manche von ihnen einen mehr oder weniger scharf ausgesprochenen inäqualen Charakter aufweisen. Es ist bereits von Claus hervorgehoben worden, dass die vier oberen Blastomeren bei *Aequorea Forskalii* etwas kleiner als die unteren sind. Ein ähnlicher Unterschied lässt sich in einem noch stärkeren Grade bei *Nausithoë marginata* (Taf. X, Fig. 7) und namentlich bei *Aglaura hemistoma* (Taf. VII, Fig. 6, 7) constatiren. Bei Mitrocoma kommen geringe Abweichungen in der Grösse der oberen und unteren Blastomeren vor; ganz auffallend sind solche individuelle Unterschiede bei *Polyxenia leucostyla*, wo wir neben ganz normalen, regulär gefurchten Exemplaren solche vorfinden, wo die vier oberen Blastomeren bedeutend kleiner als die unteren sind (Taf. VIII, Fig. 15—17).

Nach der abgelaufenen äquatorialen Furchung findet wiederum eine Verschiebung der Blastomeren statt, welche um 45° erfolgt und zur Bildung der charakteristischen Anordnung führt, welche auf Taf. I, Fig. 7, 24; Taf, III, Fig. 29; Taf. VIII, Fig. 16; Taf. IX, Fig. 8 wiedergegeben ist. Es bilden dabei die Blastomeren zwei übereinander liegende Kreuzfiguren, welche nicht congruiren, sondern derart gelagert sind, dass bei Betrachtung von oben oder von unten die unteren Blastomeren durch die Zwischenräume der oberen hervorragen. Bei weiterer Ausbildung, wo die Blastomeren sich fester aneinanderlegen, erscheint die beschriebene Anordnung nicht mehr so scharf ausgeprägt. Auch auf diesem Stadium bildet *Oceania armata*

die auffallendste Ausnahme, da deren gleich grosse Blastomeren ganz unregelmässig nebeneinander liegen.

Das achtzellige Stadium ist noch insofern interessant, als auf ihm bei einigen Medusen die Furchungshöhle zum ersten Male erscheint. Am stärksten ist sie bei Medusen mit scharf centrifugaler Furchung, wie bei Clytia ausgebildet (Taf. II, Fig. 8, 9); bei Liriope fand ich sie nur andeutungsweise vorhanden (Taf. V, Fig. 9). Nausithoë zeigt im betreffenden Stadium eine ziemlich geräumige Furchungshöhle (Taf. X, Fig. 7), während sie bei anderen von mir darauf untersuchten Medusen noch fehlte.

Bei Hydropolypen zeigen die drei ersten Furchungsstadien überhaupt eine grosse Aehnlichkeit mit entsprechenden Verhältnissen bei Medusen. So fand Kleinenberg,[1]) dass bei Hydra zwei erste Furchungen meridional verlaufen, während die dritte durch eine Aequatorialfurche vollzogen wird. Die die Theilung begleitenden Protoplasma-Bewegungen des Eies, respective der ersten Blastomeren, sind bei Hydra nach diesem Forscher noch viel ausgiebiger, als bei Medusen. Auch bei den von mir untersuchten Hydropolypen sah ich die acht ersten Blastomeren sich ganz ähnlich wie bei Medusen bilden. Bei *Plumularia setacea* Ell. verlaufen die drei ersten Furchungen ganz regulär und geben acht beinahe oder ganz gleichen Blastomeren Ursprung, welche ebenso regelmässig wie bei Medusen angeordnet sind; *Campanularia caliculata* Hincks unterscheidet sich schon durch die bedeutend geringere Grösse der vier oberen Furchungszellen, so dass die dritte Furchung ebenso inäqual wie etwa bei Nausithoë verlauft. Bei *Campanularia angulata* Hincks zeigen zwar die acht ersten Blastomeren keine so auffallenden Grössenunterschiede, dafür aber sind sie auch lange nicht so regelmässig angeordnet. Ueberhaupt zeichnen sich viele Hydropolypen von Medusen durch eine regellose Gruppirung der Blastomeren aus, ein Umstand, dessen Bedeutung für den Verlauf weiterer Entwicklungsstadien ganz unverkennbar ist. So konnte ich bei Eudendrium die Richtung der Furchungen nicht mehr bestimmen, da die Blastomeren gar keine Ordnung in ihrer Lage zeigten. Eine so regelmässige inäquale Furchung, wie sie Ciamician[2]) bei *Tubularia mesembryanthemum* beschreibt, konnte ich weder bei dieser noch bei anderen Arten von Hydropolypen überhaupt finden.

---

[1]) Hydra. Leipzig 1872, p. 49, 50, Taf. IV.

[2]) Ueb. d. fein. Bau u. d. Entw. v. *Tubul. mesembr.*, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXII, 1879, p. 335.

Da eine ganze Reihe sowohl Medusen- als Hydropolypeneier, also Objecte, welche sich unter verschiedenartigen äusseren Bedingungen entwickeln, zur vergleichenden Untersuchung herbeigezogen wurden, so erscheint es möglich, einigermassen den Grad der Selbstdifferenzirung — im Sinne von W. Roux[1]) — zu bestimmen. Wir sehen, dass diese Eier, mögen sie sich frei im Meerwasser, von Gonophoren oder Acrocysten, von Gallerthüllen oder harten Eischalen geschützt entwickeln, dennoch morphologisch entsprechend die drei ersten Furchungsstadien durchlaufen, welche nur in verhältnissmässig untergeordneten Punkten differiren. Einen noch geringeren Einfluss üben solche äussere Momente wie Licht und Wärme. So sehen wir, dass die sich am Abend furchenden Meduseneier *(Aeginopsis, Octorchis Gegenbauri, Clytia viridicans)* ganz analog wie die am Tage diesen Process durchlaufenden Eier der *Mitrocoma Annae, Clytia flavidula* etc. verhalten. Auch besteht der Unterschied zwischen den sich bei verschiedenen Temperaturen entwickelnden Meduseneiern höchstens in einer verschiedenen Zeitdauer, welche betreffende Stadien für ihren Verlauf in Anspruch nehmen.

Wenn wir die in der neuesten Zeit viel discutirte Frage über den Einfluss der Schwere auf die Richtung der Furchungen in den Kreis unserer Betrachtungen ziehen wollen, so müssen wir sofort erklären, dass unsere darauf gerichteten Beobachtungen uns auf die Seite derjenigen Forscher stellen, welche eine directe Einwirkung der Schwere in Abrede stellen. Ebenso wie O. Hertwig[2]) an Seeigeleiern, konnte ich an verschiedenen kleineren Meduseneiern bemerken, dass die ersten Furchungen durchaus nicht unbedingt lothrecht verlaufen müssen, sondern in jeder beliebigen Richtung erfolgen können. Wenn wir die beiden ersten Furchungen als verticale bezeichnen, so geschieht es nicht aus dem Grunde, weil sie stets factisch in der verticalen Ebene stattfinden, sondern weil sie vertical bei der angenommenen topographischen Orientirung des Eies sind, indem wir annehmen, dass der Punkt, aus dem die Richtungszellen austreten, respective durch den das Zoospermion eindringt, den oberen Pol darstellt.

[1]) Beitr. z. Entwicklungsmechanik d. Embryo, Zeitschr. f. Biologie, Bd. XXI, 1885, p. 423.

[2]) Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen, Jen. Zeitschr., Bd. XVIII, 1885, pp. 180 ff. M. vgl. auch die Arbeiten von Born und W. Roux.

Als ein Object, welches meiner Meinung nach am deutlichsten die Unabhängigkeit der ersten Furchungen von dem Einflusse der Schwere beweist, habe ich das coloniale Räderthier *Lacinularia socialis* kennen gelernt, deren ovale Eier in der Richtung verschiedenster Radien der kugelförmigen Colonie angeordnet sind. Da einige von ihnen somit rein lothrecht liegen, die anderen unter allen möglichen Winkeln die lothrechte Ebene durchkreuzen, so sollte die Furchung bei den verschieden gelegten Eiern einer Colonie, falls sie durch Schwere beeinflusst wird, auch verschieden verlaufen. Dies ist indessen nicht der Fall. In sämmtlichen Eiern verlaufen die ersten Furchungsstadien in der für Räderthiere charakteristischen Weise, so dass zuerst durch eine quere Furche ein kleines Segment abgetheilt wird.

Wenn wir uns somit auf der einen Seite überzeugen, dass die bekannten Factoren der Aussenwelt keinen bemerkenswerthen Einfluss auf die ersten embryologischen Processe ausüben, so sehen wir auch, dass diejenigen Unterschiede, welche uns bei der Untersuchung verschiedener Formen auffielen, sich nicht durch irgendwelche äussere Bedingungen erklären lassen. So lassen sich die centripetalen und centrifugalen Formen auf keinen äusseren Einfluss zurückführen und müssen demnach als Verschiedenheiten der Selbstdifferenzirung aufgefasst werden. Wenn in vielen Fällen ein Zusammentreffen solcher Furchungsformen mit der Lage der Kernspindel nicht zu verkennen ist (Taf. II, Fig. 6—8), so gibt es doch Fälle, wo eine solche Coincidenz nicht nachzuweisen ist; so fand ich z. B. centripetale Furchungen auch bei beinahe oder ganz centraler Lage der Kernspindel (Taf. III, Fig. 31; Taf. VIII, Fig. 14).

Indem es sich herausstellt, dass der allgemeine Gang der ersten Furchungen bei verschiedenen Repräsentanten der Medusen und Hydropolypen trotz der verschiedenartigen Variationen dieser Formen und der Mannigfaltigkeit der Entwicklungsbedingungen übereinstimmt, dass also diese Vorgänge sehr tief in der Organisation der betreffenden Eiformen eingewurzelt sind, so wird es nichts weniger als wunderbar erscheinen, dass ganz entsprechende Furchungen auch auf höhere Thiere übergegangen sind. Trotz der verschiedenartigsten Abweichungen bei vielen Thierformen lässt sich doch der für Medusen charakteristische Typus der drei ersten Furchungen bis zu holoblastischen Wirbelthieren verfolgen. Er herrscht unter den Echinodermen, wie ich in Uebereinstimmung mit Selenka angeben kann. Er findet sich bei verschiedenen Würmern wieder,

und zwar nicht nur bei solchen mit äqualer Furchung, wie bei Nemertinen (*Lineus obscurus* nach Barrois), Bryozoen (Repiachoff) oder solchen, wo die Ungleichheit der Blastomeren eine geringe ist, wie bei *Eupomatus uncinatus* nach Drasche und Hatschek, sondern auch bei Repräsentanten mit typischer inäqualer Furchung, wie z. B. bei Seeplanarien oder einigen Hirudineen. Mit letzteren beiden stimmen in Bezug auf die drei ersten Furchungsstadien auch viele Mollusken überein, wie es aus Angaben Fol's über Pteropoden und Heteropoden, Bobretzky's über Fusus, Rabl's über Planorbis etc. hervorgeht. Wenn in einigen Fällen (wie z. B. bei *Nassa* nach Bobretzky) das Ei zuerst durch eine äquatoriale Furche in zwei getheilt wird, worauf sich die kleinere obere Zelle der Länge nach spaltet, so kann man dabei die erste Furche für die eigentliche dritte, durch verfrühte Differenzirung vor den beiden ersten erschienene, halten. Eine andere, bei Mollusken häufige, auf Anpassung beruhende Abweichung besteht in der ungleichen Grösse der beiden ersten Blastomeren, was zur verfrühten Differenzirung der bylateralen Symmetrie hinführt.

Unter den Wirbelthieren können die Furchungen bei Amphioxus und dem Frosche als classische Beispiele der typischen Furchungsart angeführt werden, welche somit als eine ursprünglichere für die Metazoen überhaupt in Anspruch genommen werden darf.

DRITTES CAPITEL.

Spätere Furchungsstadien und Entoderm-bildung.

Vierte Furchung. — Blastulastadium und Entodermbildung bei Tubulariiden und Campanulariiden. — Vorzeitige Differenzirung bei Laodice. — Entodermbildung bei Geryoniden und Aglauriden. — Entodermbildung bei Aeginiden. Variationen dieses Processes bei Polyxenia leucostyla. — Gastrulation bei Acraspeden. — Entodermbildung bei Hydropolypen. — Typen und Untertypen der Entodermbildung verschiedener Medusen.

Die vierte Furchung wird, ebenso wie die vorhergehenden, bei sämmtlichen von mir darauf untersuchten Medusen durch eine Längstheilung der Blastomeren vollzogen, zeigt aber bereits eine grössere Mannigfaltigkeit. In den meisten Fällen erfolgt die Zelltheilung an sämmtlichen acht Blastomeren ziemlich gleichzeitig und wird selten so einfach und regelmässig gestaltet, wie es Claus für *Aequirea Forskalii* angibt. So sehen wir zwei unter einem rechten Winkel gekreuzte Furchungsebenen bei *Liriope mucronata* Geg. sich bilden (Taf. V, 10), so dass hier die vierte Furchung ebenfalls eine exquisit meridionale ist. Bei *Nausithoë marginata Köll.*, wo die vier kleineren Blastomeren sich etwas früher als die grösseren zu theilen anfangen, wird dieselbe Richtung schon etwas gestört (Taf. X, Fig. 8). In der Mehrzahl der Fälle verlaufen die Furchen zum Theil meridional, zum Theil äquatorial, theilweise aber in einigen zwischen beiden gelegenen Ebenen (Taf. II, Fig. 9; Taf. III, Fig. 30, 31). Die Kernspindel, deren Lage über die Furchungsrichtung gut orientirt, liegen tangential und befinden sich an der Peripherie oder bei einigen Arten nahe dem Centrum der Blastomeren; sie verlaufen parallel entweder dem Längs- oder dem Querdurchmesser des Eies, sind aber nicht radial gelagert. Bei einigen Medusen,

wo, wie z. B. bei *Clytia flavidulum*, der frühere centrifugale Modus auch bei der vierten Furchung sich wiederholt, erscheint die Furchungshöhle verhältnissmässig recht gross (Taf. II, Fig. 9), während bei der centripetalen Furchung, welche nunmehr die viel häufigere ist, die Furchungshöhle als eine kleine Lacune auftritt. Bei *Mitrocoma Annae* Häck. habe ich während ihrer Ausbildung ausgesprochene amöboide Bewegungen der angrenzenden Zellabschnitte beobachtet (Taf. III, Fig. 30). Die Furchungshöhle der *Tiara leucostyla* ist am achtzelligen Stadium so klein, dass sie vor der vierten Furchung, als die Blastomeren sich inniger mit einander verbinden, auf kurze Zeit ganz verschwindet, um nach erfolgter Theilung wiederum zu erscheinen. Bei *Aglaura hemistoma*, *Rhopalonema velatum* und den von mir untersuchten Aeginiden (*Aeginopsis mediterranea* und *Polyxenia leucostyla*) kommt es gar nicht zur Ausbildung einer Furchungshöhle. Bei der ersteren führt die vierte Furchung zur Bildung eines zwölfzelligen Stadiums, indem die vier grösseren Blastomeren durch eine äquatoriale Furche in acht ungleiche Zellen getheilt werden (Taf. VII, Fig. 8), von denen die kleineren die mittlere Reihe einnehmen. Bald aber findet eine Verschiebung statt, so dass die vier mittleren Blastomeren in die Zwischenräume zwischen den vier zu einem Kreuze zusammengelagerten kleinen Blastomeren der dritten Furchung zu liegen kommen (Taf. VII, Fig. 9); diese Verschiebung wird durch die letzterwähnten kleinen Zellen bewerkstelligt. Bald verliert der Furchungsprocess der Aglaura seine ursprüngliche Regelmässigkeit, so dass es von nun an (Taf. VII, Fig. 10) schwierig wird, denselben genau zu beschreiben. Bei *Aeginopsis mediterranea* theilen sich die acht Blastomeren gewöhnlich gleichzeitig nur in verschiedenen Längsrichtungen (Taf. IX, Fig. 10). Es entstehen sechzehn Zellen, welche keine erheblichen Grössendifferenzen, dafür aber sehr bemerkenswerthe Structurverschiedenheiten aufweisen. An der äusseren Peripherie der Blastomeren scheidet sich eine scharf abgegrenzte Schicht von Ectoplasma ab, welche besonders auffallend nach Osmiumbehandlung auftritt (Taf. IX, Fig. 11—14); die in derselben befindlichen Körnchen sind äusserst klein und regelmässig in radialer Richtung angeordnet. An der Grenze zwischen Ecto- und Endoplasma ist eine dichte Lage feiner Körnchen vorhanden, welche in letzterwähnter Schicht weit zerstreut oder um den Nucleus angesammelt liegen. Bei der näheren Betrachtung der sechzehnzelligen Keime fällt es auf, dass das Ectoplasma eine sehr verschiedene Ausdehnung an verschiedenen Blastomeren zeigt; bei denjenigen, welche sich mehr

an der äusseren Oberfläche ausbreiten, ist die Endoplasmaschicht viel weiter als bei solchen, welche mehr in die Tiefe eindringen (Taf. IX, Fig. 12). Dieses Verhalten ist an einigen Keimen besonders scharf ausgeprägt, so dass neben Zellen mit einem sehr weiten Endoplasmaüberzug (Taf. IX, Fig. 14, *f*) solche vorkommen, welche zum grossen Theil aus Endoplasma bestehen (Taf. IX, Fig. 14b).

Bei der Verschiedenheit, welche das frühere Furchungsstadium von *Polyxenia leucostyla* aufweist, ist es nicht wunderbar, dass auch die sechzehnzelligen Keime mannigfaltig variiren. In den Fällen, wenn sie durch simultane Theilung von acht gleich oder beinahe gleich grossen Blastomeren entstehen, erscheinen die sechzehn Zellen zwar nicht alle von gleicher Grösse, differiren jedoch unter sich nur in einem untergeordneten Grade, ähnlich wie es auch bei vielen anderen Thieren beobachtet wird (Taf. VIII, Fig. 19—22). Wenn man dabei auch keine Differenzirung des Protoplasma, wie bei Aeginopsis, wahrnimmt, so findet man trotzdem ebenfalls, dass einige Blastomeren sich mehr an die Oberfläche (z. B. Fig. 21 *g*, *e*), die anderen dagegen mehr in die Tiefe ausdehnen (Fig 21, *a*, *b*). Nicht selten bekommen solche Blastomeren eine ausgesprochene centrale Lage (Fig. 26, *a*, *d*), was auf die späteren Entwicklungsvorgänge von grossem Belange erscheint.

Wenn die Furchung mehr inäqual verläuft, d. h. wenn die vier oberen Blastomeren bedeutend kleiner als die vier unteren erscheinen, so theilen sich die ersteren etwas früher (Taf. VIII, Fig. 18); die unteren holen sie mehr oder weniger bald nach.

Wenn bei den beschriebenen Medusen verschiedene Abweichungen in dem Zustandekommen des vierten Furchungsstadiums constatirt werden mussten, so konnte man doch bei allen eine gewisse Regelmässigkeit auffinden. Ganz abweichend in dieser Beziehung verhält sich *Oceania armata*, da bei dieser Meduse die kaum mit einander vereinigten Blastomeren durchaus unregelmässig und ordnungslos nebeneinander liegen. Indem sie sich nicht alle gleichzeitig vermehren, so weisen sie auffallende Grössenunterschiede auf, bereits auf dem Stadium, welches ungefähr dem vierten Furchungsstadium entspricht (Taf. I, Fig. 35).

Wie wir gesehen haben, zeigt der sechzehnzellige Keim bei verschiedenen Medusen auffallende Unterschiede, sowohl in der Ausbildung der Furchungshöhle als in der relativen Grösse, Lage und sogar Structur der Blastomeren. Da diese Verschiedenheiten mit der weiteren Entwicklung sehr stark zunehmen, so

halte ich es für passender, die nun folgenden Stadien nicht vergleichend wie bisher, sondern nach der Eintheilung in systematische Gruppen zu beschreiben, wobei ich mit Oceaniden anfange.

Bei *Tiara leucostyla* und *Rathkea fasciculata* setzt sich die Furchung regelmässig fort, obwohl die Theilungen nicht alle so gleichzeitig wie früher ablaufen; der Modus der Furchenbildung bleibt nunmehr constant ein centripetaler (Taf. I, Fig. 10, 26, 27). Die Blastomeren bilden eine zusammenhängende Schicht, welche eine sich stets vergrössernde Furchungshöhle umgibt (Taf. I, Fig. 11, 28, 29): der Keim verwandelt sich somit in eine charakteristische Blastula. Die letztere verlängert sich zu einem ovalen Embryo, dessen Zellen sich nun mit Geisseln versehen. Zwölf Stunden nach dem Eilegen erscheint die Blastula der *Rathkea fasciculata* fast zweimal so lang als breit in Form einer abgerundeten Blase, deren Furchungshöhle ihre Maximalgrösse erreicht. Nach der Ausbildung der Geisseln fängt der Embryo an, sich langsam zu bewegen, wobei er sich noch viel stärker verlängert, wogegen die Furchungshöhle verhältnissmässig kleiner wird. Es entsteht somit eine lebhaft schwimmende Larve, deren nach vorne gerichteter Körpertheil breiter als der gegenüberliegende ist. (Taf. I, Fig. 12). Bald darauf beginnt die Entodermbildung. Dieser Process lässt sich besser bei der durchsichtigeren Tiara als bei der grauschwarzen (bei durchfallendem Lichte) Rathkealarve beobachten; indessen stellen diese beiden Formen keine günstigen Objecte für eine derartige Untersuchung dar. Auch bei Tiara müssen die Larven mit Reagentien bearbeitet werden, um einigen Aufschluss über die hauptsächlichsten Erscheinungen zu geben. Auf dem jüngsten Stadium der Entodermbildung erschienen sehr wenige (ein Paar) Zellen in der verengten Furchungshöhle, und zwar in dem schmäleren hinteren Abschnitte derselben (Taf. I, Fig. 13). Ihre Zahl nahm allmälig zu, wobei jedoch die innere Grenze der Blastodermschicht stets mehr oder weniger deutlich hervortrat (Taf. I, Fig. 14). Es entstand somit ein unregelmässiger, aus lose nebeneinander liegenden Elementen zusammengesetzter Zellenhaufen, welcher allmälig die Furchungshöhle von hinten nach vorne erfüllte. Obwohl man an zweckmässig behandelten Larven die Kerne deutlich überblicken und die Ueberzeugung gewinnen konnte, dass sie zum grössten Theil sich im ruhenden Stadium befanden, so waren doch die Elemente zu klein, um an ihnen die Einzelnheiten der Entodermzellenbildung verfolgen zu können. Das ganze Bild deutete entschieden darauf hin, dass es sich

dabei um eine vom hinteren Ende ausgehende Einwanderung einzelner Blastodermzellen in die Furchungshöhle handelt. Nach Hamann,[1]) welcher dieselbe Art auf Helgoland beobachtete, soll die Entodermbildung indessen ganz anders zu Statten kommen. Die Zellen des Hinterendes der Blastula wandern nach seiner Behauptung nicht selbst ein, sondern theilen sich zuerst, worauf nun die Tochterzellen in die Furchungshöhlen hineinrücken. Obwohl Hamann angibt, dass man nach geeigneter Fixirung der Embryonen die Zellentheilung der Blastodermelemente erkennen kann, so widersprechen dem doch seine eigenen Abbildungen, auf welchen man ausschliesslich ruhende Kerne vorfindet. Da man gegenwärtig über die Vorgänge der Zell-, respective Kerntheilung viel besser wie früher orientirt ist, so darf man von ihnen nur dann sprechen, wenn man dieselben wirklich beobachtet hat.

Die undurchsichtigen Larven von Rathkea eignen sich noch weniger, um über die feineren Verhältnisse der Entodermbildung eine genauere Auskunft zu geben; indessen lassen sich die allgemeineren Erscheinungen soweit verfolgen, dass man ihre Uebereinstimmung mit Tiara feststellen kann. Man sieht bei Rathkea ebenfalls eine Zellenansammlung am hinteren Larventheile, welche durch eine scharfe Linie vom Ectoderm getrennt ist (Taf. I, Fig. 31) und welche allmälig die ganze Furchungshöhle ausfüllt. An einem mit Boraxcarmin gefärbten und in Balsam eingeschlossenen Präparate (von welchem ich übrigens keine Abbildung verfertigt habe) konnte ich sogar eine in Theilung begriffene Ectodermzelle des hinteren Larvenendes auffinden, indessen zeigte die Richtung der Kernspindel deutlich, dass es sich um eine gewöhnliche Längstheilung handelte.

Das Abweichende in der Embryonalentwicklung der *Oceania armata* hört noch nicht so bald auf. Die Furchung setzt sich in unregelmässigster Weise fort und führt zur Bildung unförmlicher Zellenhaufen (Taf. I, Fig. 36), in deren Innern man eine Furchungshöhle durchschimmern sieht. Oft nehmen solche Embryonen eine ganz abenteuerliche Gestalt an (Taf. I, Fig. 37), deren Ursache zum Theil darin liegt, dass sie sich durch Theilung vermehren. Diesen Process habe ich an mehreren isolirten Blastula-Stadien beobachtet, so dass ich an dessen Existenz nicht zweifle. Obwohl man ihn bei Craspedoten noch nicht auffand und auch ich kein Analogon aus meinen Erfahrungen kenne,

---

[1]) Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXVIII, 1883, p. 427, Taf. XXIII, Fig. 20.

so steht er doch nicht ganz isolirt in der Embryologie der Medusen da, indem die schwimmenden Larven von Chrysaora wie Busch[1]) vor mehr als dreissig Jahren feststellte, sich durch Knospenbildung vermehren. Uebrigens theilen sich nicht sämmtliche Oceaniablastulae, was zur Folge hat, dass mehrere unter ihnen zu viel grösseren Larven als die andern anwachsen. Die Form der Embryonen wird allmälig eine regelmässigere, eine mehr oder weniger ovale (Fig. 38), worauf sie sich merklich verlängert und schliesslich die Gestalt einer gewöhnlichen, zungenförmigen Planula annimmt. Unterdessen bedecken sich die Zellen mit Flimmergeisseln und es erfolgt die Entodermbildung, über deren Zustandekommen ich weder an ganzen Larven, noch an deren Schnitten eine befriedigende Auskunft erhalten konnte; dasjenige, was ich dabei gesehen habe, weist immerhin darauf hin, dass dieser Process im Ganzen ebenso wie bei anderen Oceaniden erfolgt.

Die Gruppe der Campanulariden (*Leptomedusae* Häckel's) eignet sich überhaupt viel mehr für das Studium der uns interessirenden Vorgänge, nicht sowohl wegen der Durchsichtigkeit der Embryonen bei vielen Arten, als vielmehr wegen der Grösse und Beschaffenheit der zelligen Elemente. Wie wir bereits gesehen haben, stellt der sechzehnzellige Keim bereits eine junge Blastula dar. Die weiteren Furchungen erfolgen bei Clytien centrifugal, bei Mitrocoma dagegen — centripetal; bei dem ersteren Modus entwickelt sich die Furchungshöhle rascher und erhält einen viel mächtigeren Umfang als bei dem zweiten. Es ist auffallend, dass nach geschehener Theilung die Keimzellen sich möglichst weit von ihren Geschwistern trennen, um sich mit ihren entfernteren Verwandten inniger zu verbinden; es entstehen dabei eigenthümliche Combinationen, wie es die Fig. 10 (Taf. II) von *Clytia flavidulum* versinnlicht. Der Uebergang zu 32 und 64 Blastomeren erfolgt bei dieser Art in der gleichen Weise wie bei den vorhergehenden Theilungsstadien (Taf. II, Fig. 11). Alle Kerne theilen sich ziemlich gleichzeitig, wobei die Kernspindeln tangential, aber in verschiedenen Richtungen angeordnet liegen. Am fünften Furchungsstadium befinden sie sich noch ziemlich peripherisch — nahe an der inneren Fläche der Blastomeren; bei der nächstfolgenden Theilung dagegen (in 64 Zellen) gehen sie allmälig mehr in's Centrum, welche Lage sie definitiv auf späteren Stadien behalten. Nach der sechsten Furchung

[1]) Beobachtungen üb. Anat. u. Entw. einiger wirbelloser Seethiere, 1851, p. 27, Taf. VI, Fig. 3—5.

erfolgen die Theilungen nicht mehr so gleichzeitig an allen Blastulazellen, so dass von nun an die frühere Regelmässigkeit allmälig aufzuhören beginnt. Man findet somit verschiedene Blastulastadien vor mit einer verhältnissmässig sehr weiten Furchungshöhle und einem einschichtigen Blastoderm, von dem mehrere Zellen in Theilung begriffen sind (Taf. II, Fig. 12). Da das Missverhältniss zwischen der Dicke der Blasenwandung und dem Umfange des Keimes ein bedeutendes ist, so erscheint der letztere gewöhnlich unregelmässig abgerundet und mit seichten Einbuchtungen versehen; bald jedoch nimmt er eine regelrechte Kugelform an, worauf er sich etwas in die Länge streckt und in's Ovale übergeht. Die Zellen werden immer zahlreicher und verbinden sich inniger miteinander, wobei sie eine beinahe cylindrische Form annehmen; die Kerne rücken wiederum nahe an die Oberfläche, nur diesmal kommen sie an die äussere Peripherie der Blastulazellen zu liegen. Die in Theilung begriffenen Zellen werden immer seltener (Taf. II, Fig. 13 *a*), zeichnen sich aber nichtsdestoweniger durch auffallende Merkmale aus: sie verkürzen sich und runden sich zugleich aus, so dass sie von der äusseren Oberfläche des Embryo herausragen. Bei Behandlung mit Osmiumsäure, Färbung mit Beale'schem Carmin und Glycerineinbettung fallen die in Theilung begriffenen Kerne durch ihr wasserklares Aussehen und durch unregelmässige Contouren auf, während die ruhenden Kerne ihre runde Form und den Nucleolus behalten und sich zugleich rosa färben (Taf. II, Fig. 14). Diese Behandlungsweise mag für die Untersuchung der Vorgänge im theilenden Kerne, zumal sie denselben ungefärbt lässt, nicht genügen; für die embryologischen Zwecke, wo es sich um die Constatirung der Theilung und deren Richtung handelt, ist sie dagegen recht gut.

Der ovale Embryo erhält nunmehr lange Geisseln und fängt bald an, langsam umherzuschwimmen. Bei *Octorchis Gegenbauri* Häck. zeigen entsprechende Stadien im Ganzen eine grosse Aehnlichkeit mit Clytien. Bei *Mitrocoma Annae* Häck. bleiben die Blastulae überhaupt viel kleiner als bei Clytia, wobei die Furchungshöhle verhältnissmässig wenig entwickelt, während die Blastodermwand im Gegentheil sehr dick erscheint (Taf. III, Fig. 33; Taf. IV, Fig. 1). Auf diesem Stadium beobachtete ich recht häufig eine innige Verbindung der Blastulae zu zwei und zu drei Stück (Taf. IV, Fig. 3) zusammen, welche zu einer völligen Verschmelzung führte. Anfangs habe ich diese Erscheinung für eine einfache, aussichtslose Anomalie gehalten und bemühte mich deshalb, die einzeln gebliebenen Blastulae

zu isoliren; bald jedoch gewann ich die Ueberzeugung, dass die zusammengeschmolzenen Embryonen sich weiter entwickelten und eigenthümliche, später zu beschreibende hypertrophische Larven lieferten. Gewöhnlich behalten indessen die Blastulae ihre Individualität und verwandeln sich (ungefähr zwölf Stunden nach dem Eilegen) in oval verlängerte Larven mit dicken, aus Cylinderzellen bestehenden Wandungen und einer verhältnissmässig schwach entwickelten Furchungshöhle (Taf. IV, Fig. 2).

An der Blastulawand beschreiben sowohl Claus[1] bei Aequorea wie Merejkowsky[2]) die bei Obelia zwischen den Zellen befindlichen feinen Poren, welche eine Verbindung zwischen der Furchungshöhle und dem äusseren Medium vermitteln. Solche Bildungen fand ich ebenfalls bei vielen von mir beobachteten Medusenlarven. So sehr es mir erwünscht wäre, die Behauptung Merejkowsky's, dass diese Poren nach Art kleiner Mundöffnungen zum Durchtritt feinster Körperchen dienen, zu bestätigen, bin ich jedoch nach mehrmaligen Versuchen nicht im Stande dies zu thun und glaube, dass die Poren vielmehr als Ausdruck der Formveränderungen der Zellen, namentlich beim Anschicken zur Theilung, aufzufassen sind.

Vierzehn bis achtzehn Stunden nach dem Eilegen beginnt bei schwärmenden ovalen Larven die Entodermbildung. Dieser Vorgang lässt sich am besten bei solchen Arten beobachten, welche ihre Eier am Abende ablegen, bei welchen also die Entodermbildung am folgenden Morgen erfolgt; obwohl man am lebenden Materiale die wichtigsten Fragen nicht lösen kann, so muss dasselbe doch behufs Orientirung untersucht werden. Ich fand, dass *Clytia viridicans* und *Octorchis Gegenbauri* den meisten Forderungen entsprechen. Die Larven dieser Arten auf verschiedenen Stadien der Entodermbildung sind von mir zunächst den Osmiumdämpfen ausgesetzt und darauf mit verdünntem Beale'schen Carmin behandelt und in ebenfalls verdünntem Glycerin eingeschlossen worden. Nach ihrer Untersuchung *in toto* wurden sie zerklopft zum Zweck einer genaueren Erforschung. Für die Darstellung der Schnitte eignen sich besser die Larven von *Clytia flavidulum* wegen ihrer bedeutenderen Grösse. Ich werde die drei genannten Arten gleichzeitig behandeln, da bei ihnen der uns interessirende Vorgang in gleicher Weise erfolgt.

---

[1]) Untersuchungen üb. d. Organis. u. Entw. d. Medusen, p. 85, Fig. 124 *c*.

[2]) Bullet. de la Soc. zool. de France, VIII, 1883, p. 27.

Die erste Vorbereitung zur Entodermbildung offenbart sich in einer Umlagerung der Kerne an einer oder an mehreren Zellen des inzwischen verdickten unteren Endes der Blastulalarve, welche darin besteht, dass der Kern eine mehr centrale Lage annimmt (Taf. II, Fig. 15 *a*). Daraufhin verdickt sich der obere, gegen das Blastocoel zugewandte Abschnitt der Zelle, während sein unteres Ende sich mehr oder weniger verjüngt (Taf. II, Fig. 21, 22 *a*); allmälig bleibt der letztere als ein fadenförmiger Anhang zwischen benachbarten Blastulazellen bestehen, wobei die Zelle ein charakteristisches, gestieltes Aussehen bekommt (Taf. II, Fig 16 *a*, Fig. 17; Taf. III, Fig. 11 *a*, Fig. 12 *a*, Fig. 13). Nachdem sie eine Zeitlang ihre Verbindung mit dem Ectoderm noch behalten hat, löst sie sich von ihm los, um bald als ein selbstständiges Element auf der inneren Oberfläche der Cylinderzellen auszuruhen. Oft scheint eine solche Zelle bei Untersuchung an optischen Längsschnitten schon durchaus ihre Verbindung mit der äusseren Oberfläche verloren zu haben; nur die Beobachtung des zerklopften Objectes überzeugt uns vom Gegentheil; es bleibt dann (Taf. III, Fig. 18) ein äusserst dünner Verbindungsfaden bestehen, welcher den Ursprung der betreffenden Zelle deutlich bekundet. Die ganze Reihe der Erscheinungen weist somit darauf hin, dass wir es mit einer Migration einer Blastodermzelle zu thun haben, was jedenfalls als ein activer Vorgang aufzufassen ist. An einzelnen Zellen (z. B. Taf. III, Fig. 18) sehen wir auch amöboide Protoplasmaauswüchse sich bilden. Die Migration weiterer Elemente findet ganz in der gleichen Weise statt, so dass wir Stadien mit zwei (Taf. II, Fig. 18; Taf. III, Fig. 10), drei (Taf. III, Fig. 11) u. s. f. Entodermzellen vorfinden. Anfangs wandern nur einige wenige Zellen aus, bald jedoch wird die Anzahl solcher Emigranten bedeutender. Die Stelle, an welcher die Entodermbildung beginnt, ist nicht streng fixirt; die erste, respective die ersten auswandernden Zellen befinden sich am unteren verdickten Larvenende, jedoch sind es durchaus nicht die am vegetativen Pol selbst liegenden Elemente. Es muss nachdrücklich hervorgehoben werden, dass in der Regel die Kerne der Emigranten sich im ruhenden Zustande befinden, dass ihre Auswanderung somit von einer Zelltheilung nicht begleitet wird. Die in Vermehrung begriffenen Zellen solcher Larven, an denen die Entodermbildung begonnen hat, liegen vielmehr zum grossen Theil an der oberen Decke oder an den Seitenwänden des Blastoderms (Taf. II, Fig. 18; Taf. III, Fig. 15); seltener findet man derartige Zellen auch am unteren Ende der Larve (Taf. II, Fig. 19, 20;

Taf. III, Fig. 15), und dann theilen sie sich gewöhnlich in der Längsrichtung, so dass sie zwei gewöhnlichen Blastodermzellen Ursprung geben. Ich habe sehr eifrig nach Zellen gesucht, welche sich in Quertheilung befänden, und im Ganzen ist es mir nur ein einziges Mal gelungen, eine solche Zelle wirklich wahrzunehmen (Taf. II, Fig. 20 *b*). Bei der Untersuchung zerklopfter Präparate muss natürlich darauf geachtet werden, dass nicht eine in Längstheilung begriffene Zelle ihre Lage derart verändert, dass sie für eine sich quertheilende Zelle gehalten werden könnte.

Nachdem sich bereits einige Blastodermzellen von ihrem Verbande losgelöst haben, bilden sie einen kleinen, in der Furchungshöhle liegenden und die Blastodermwand dicht berührenden Haufen, welcher mehr oder weniger scharf von der inneren Grenzlinie der Blastodermzellen getrennt wird, je nachdem zu gleicher Zeit wenig oder viele Elemente auswandern (Taf. II, Fig. 23; Taf. III, Fig. 10, 14, 15). Oft gibt es solche Pausen, wenn die Migration auf eine Zeitlang sistirt und wenn das sich bildende Entoderm durch eine ganz scharfe Contour getrennt wird. Auch an bereits ausgewanderten Zellen bleibt der Kern in der Regel in ruhendem Zustande, so dass eine Theilung junger Entodermzellen zu den Seltenheiten gehört (Taf. IV, Fig. 31 *a*). Es erweist sich überhaupt, dass die Entodermbildung stets durch neue Zellenauswanderung unterhalten wird, wobei die gebildeten Lücken mit Hilfe der Zelltheilung an verschiedenen Stellen der Oberfläche ausgefüllt werden.

Bei *Mitrocoma Annae* Häck. findet die Entodermbildung auf eine ganz analoge Weise statt. Bei dieser Meduse bleibt die Furchungshöhle, wie ich bereits früher erwähnte, viel kleiner, so dass eine geringe Menge emigrirter Zellen nothwendig ist, um dieselbe ganz auszufüllen. Die Entodermbildung erfolgt ebenfalls am hinteren Ende der Larve durch Einwanderung einzelner Zellen der Blastula in die Furchungshöhle; es bilden sich dabei oft eigenthümliche, mit langen Fortsätzen versehene Zellen (Taf. 5, Fig. 5 und 7), welche die Entstehung des Entoderms am deutlichsten illustriren. Auch hier sieht man dieselben Erscheinungen bezüglich des Verhaltens der Nuclei. Die auswandernden Zellen besitzen ruhende Kerne und zeigen überhaupt keine Vermehrung, während eine solche im oberen Theile der Larve, welcher keine unmittelbare Rolle bei der Entodermbildung spielt, stattfindet (Taf. IV, Fig. 4, zwei runde Zellen oben links).

Der Process der Entodermbildung, soweit ich denselben bei *Obelia polystyla, Tima pellucida* und *Aequorea Forskalii* ver-

folgen konnte, stimmt mit den hier angegebenen Verhältnissen durchaus überein und lässt sich in sämmtlichen Fällen auf eine Auswanderung ganzer Zellen des Hinterendes der Larve zurückführen. Wenn Kowalevsky[1]) eine Ablösung von Fetttropfen an der inneren Oberfläche der gesammten Blastodermwand beschreibt, so steht dieser Vorgang in keiner Beziehung zur Entodermbildung, sondern repräsentirt eine durchaus abnorme Erscheinung, welche an schlecht erhaltenen Embryonen oft beobachtet werden kann. Dieses Ablösen geschieht in einer viel früheren Periode als der Beginn der Entodermbildung, welcher erst an ovalen, freischwimmenden Larven stattfindet. Auch aus der Aeusserung Kowalevsky's, dass er „am Boden des Glases stets Eier in verschiedenen Entwicklungsstadien" auffinden konnte, lässt nicht ersehen, dass ihm abnorme Vorgänge untergelaufen sind, da man sonst, bei normaler Entwicklung, sämmtliche Eier auf einem oder auf wenigen ganz nahe stehenden Stadien vorfindet. Wenn sich die Embryone abnorm verhalten, so bleiben sie in der Entwicklung stehen und zeigen recht häufig einen Detritus in der Furchungshöhle, welcher keine zellige Structur hat und oft an der Innenwand der Blastula haften bleibt. Die Darstellung von Claus ist insofern richtiger, als er den ganz normalen Entwicklungsgang beschreibt; nur sind seine Angaben ungenügend, da sie keinen Aufschluss über das Verhalten einzelner Zellen und ihrer Kerne geben (was, wie es scheint, dadurch bedingt wurde, dass Claus ausschliesslich lebende Objecte untersuchte). Uebrigens zeichnet er selbst (a. a. O. Taf. XVI, Fig. 128 und 129) an ersten Stadien der Entodermbildung nur ruhende Kerne, was seiner Angabe über die dabei stattfindende Zelltheilung widerspricht; auf den Figuren späterer Stadien (Fig. 131 und 132) vermissen wir dagegen die Contouren der wichtigsten Zellen, welche sich an der Entodermbildung betheiligen. Somit ist die Annahme einer polaren Einwucherung insofern einzuschränken, als es sich dabei um eine Auswanderung der Blastodermelemente in die Furchungshöhle handelt, welche oft in ganzen Zügen stattfindet. Wenn wir diese Eigenthümlichkeit berücksichtigen, so werden wir uns sogleich überzeugen, dass der schroffe Gegensatz, welcher zwischen den Darstellungen von Claus und Merejkowsky uns auffällt, in Wirklichkeit nicht existirt. Der letztgenannte Forscher behauptet, dass stets nur eine einzige oder höchstens zwei Zellen zugleich auswandern, weshalb er

[1]) Beobachtungen über die Entwicklung der Coelenteraten (russisch), 1873, p. 1, 2.

auf allen seinen Abbildungen eine scharfe Linie zwischen dem Ecto- und Entoderm zeichnet, während wir bei Claus eine solche Grenze regelmässig vermissen. Thatsache ist aber, wie es oben bereits erwähnt wurde, dass die Anzahl der gleichzeitig auswandernden Zellen eine sehr verschiedene ist; wenn nur eine oder wenige Zellen das Blastoderm verlassen, so bleibt die Trennungslinie deutlich erhalten (man vergl. Taf. III, Fig. 14 und 15), wenn dagegen mehrere Zellen zugleich auswandern, dann lässt sie sich nicht mehr wie früher unterscheiden; es versteht sich von selbst, dass beide Extreme durch alle beliebigen Uebergangsformen verbunden sind.

Merejkowsky deutet mit Recht, mit meinen früheren kurzen Angaben übereinstimmend, dass die Entodermbildung bei Obelia sich auf die Einwanderung reducirt. Wenn ich mit ihm somit über den allgemeinen Gang des Processes gleicher Meinung bin, so kann ich doch seine Beschreibung der Detailvorgänge nicht bestätigen. Erstens halte ich daran fest, dass die Auswanderung nicht mit genügender Sicherheit auf lebenden Larven, auf welche sich die meisten Angaben Merejkowsky's beziehen, zu verfolgen ist. So durchsichtig diese Objecte auch sind, so sind doch die einzelnen Zellgrenzen so undeutlich, dass man an ihnen keine klaren Bilder zu sehen bekommt; man kann wohl Ortsveränderungen an einigen Entodermzellen (wie z. B. die grosse Zelle der Fig. 1 bis 4, Taf. V von Merejkowsky) wahrnehmen, indessen sind solche Zellen schon vom Anfange an von ihrem Verbande getrennt und als fertige Entodermzellen zu betrachten. Zweitens bin ich der Meinung, dass die stark verbreiteten Zellen, welche Merejkowsky für zur Auswanderung sich vorbereitende hält (a. a. O. Taf. V, Fig. 11), in Wirklichkeit im Begriff der Theilung sind. Wie ich oben gezeigt habe, behalten die auswandernden Zellen ihre ursprüngliche Höhe, während gerade die zur Theilung sich vorbereitenden eine merkliche Verkürzung erleiden (Taf. II, Fig. 19 und 20 *a*). Um die Frage definitiv zu entscheiden, sollte die Beschaffenheit der Kerne zu Rathe gezogen werden, was aber bei Merejkowsky, da er eben nur lebende Zellen beobachtete, unmöglich bleibt.

Nicht nur bei Campanulariidenmedusen, sondern auch bei den von mir beobachteten Oceaniden verläuft der Process der Entodermbildung im Ganzen in sehr übereinstimmender Weise; die einzige bemerkenswerthe Ausnahme aus der ganzen Serie der metagenetischen Hydromedusen, die ich auffinden konnte, bezieht sich auf *Laodice cruciata*. Die ersten Furchungsstadien (die ich im vorhergehenden Capitel besprochen habe) sowie

der Anfang der Blastulabildung, zeigen indessen nichts Abweichendes. Erst die ganz ausgebildete kugelrunde Blastula weist uns eine Besonderheit auf, welche in der abweichenden Beschaffenheit der Zellen des vegetativen Poles besteht. Während die Blastodermzellen sich mit undurchsichtigen Körnchen anfüllen und bei durchfallendem Lichte schwärzlich aussehen (Taf. IV, Fig. 24, 25), bleiben einige — etwa vier — am unteren Pole liegende Zellen ganz hell und durchsichtig. Einigemale sah ich zwischen einigen kleineren solchen Zellen eine viel grössere (Fig. 24), welche sich jedoch bald theilte. Es bildet sich somit ein heller hinterer Pol, welcher bei der freischwimmenden Larve desto stärker auffällt, als die ihn umgebenden Zellen besonders körnreich sind (Taf. IV, Fig. 26); nicht selten kommt an diesem Pole eine ganz seichte Einbuchtung zu Stande, welche man Anfangs für eine beginnende Invagination zu halten geneigt ist. Eine solche Annahme wird noch durch die regelmässige Anordnung der Zellen des weissen Pols unterstützt, die eine Reihe hoher birn- oder cylinderförmiger Elemente darstellen (Fig. 28). Bald jedoch verschwindet der weisse rundliche Fleck, indem sich in seinen Zellen dieselben Körnchen ablagern; der hintere Larventheil verdickt sich nicht unbedeutend (Fig. 27), die regelmässige Anordnung seiner Zellen geht darauf verloren, und es beginnt die Entodermbildung durch Auswanderung einzelner Blastodermzellen an betreffender Stelle, in Uebereinstimmung mit den für andere Campanulariiden angegebenen Verhältnissen, wie es an zerklopften (Taf. IV, Fig. 29) sowohl wie an mit Essigsäure bearbeiteten Präparaten (Fig. 30), oder an Schnitten (Fig. 31) zu sehen ist.

So geringfügig schliesslich die Eigenthümlichkeit der Entodermbildung bei *Laodice cruciata* auch ist, so stellt sie uns doch den ersten Schritt einer verfrühten Differenzirung desjenigen Blastulatheils dar, welcher zum Sitz der Auswanderung wird. Wenn es sich somit herausstellt, dass bei sämmtlichen untersuchten metagenetischen Hydromedusen die Entodermbildung durch Migration am hinteren Körperende, oder durch hypotrope Auswanderung erfolgt, so lässt sich diese Schlussfolgerung doch nicht auf hypogenetische Formen ausdehnen, wie es schon aus meinen oben referirten Untersuchungen über die Embryologie der Geryonia, *Polyxenia leucostyla* und *Aeginopsis mediterranea*, sowie aus den Beobachtungen Fol's über die erstgenannte Meduse hervorgeht.

Ich habe bereits früher angegeben, dass das sechzehnzellige Stadium bei *Liriope mucronata* durch Bildung von zwei

unter einem rechten Winkel sich kreuzende Meridionalfurchen hervorgeht. Durch die verschiedene Gestaltung der eine solche Blastula zusammensetzenden Zellen kommt es, dass in einigen Fällen die Furchungshöhle recht ansehnlich ist (Taf. V, Fig. 11), während sie dagegen in anderen Fällen, wenn die Blastomeren zu stark in sie hineinragen, ganz oder fast ganz verschwindet (Taf V, Fig. 12, 13). Bei Betrachtung solcher Embryone bemerkt man, dass schon auf diesem Stadium nicht alle Zellen gleich gross und überhaupt gleichgestaltet sind. Diese sechzehnzellige Blastula stellt uns aber sowohl bei Liriope als auch bei *Geryonia proboscidalis* bereits das letzte Furchungsstadium dar, da bald darauf die Entodermbildung beginnt. Es bildet sich bei unseren Geryoniden kein regelmässiger zweiunddreissigzelliger Keim, geschweige denn von späteren Stadien mit 64, 128 Zellen u. s. w. Während bisher die Zelltheilung ausschliesslich in der Längsrichtung erfolgte, fängt sie nun an, auch in Querrichtung zu Stande zu kommen, was wir schon aus der Lagerung der Kernspindel schliessen können. Die radial gestellten Spindeln leiten die Quertheilung ein, wobei sich ein Blastomer in zwei Zellen spaltet, von denen die centrale nur Endoplasma enthält, während die peripherische ausser einem kleinen Theile des letzteren noch aus Ectoplasma besteht. Neben der Quertheilung, welche übrigens nicht gleichzeitig auf allen oder auf vielen Blastomeren erfolgt, findet auch eine Längstheilung statt, wobei sich die Tochterzellen ganz gleichen (Taf. V, Fig. 14, 15). Am Anfange der Entodermbildung bei Liriope lässt sich die Furchungshöhle an vielen Embryonen noch sehen; bald jedoch wird sie durch die fortwährend anwachsende Zahl der Entodermelemente ausgefüllt (Fig. 17). Die letzteren bilden sich stets auf dieselbe Weise — durch Quertheilung der Blastomeren — und lassen sich noch eine Zeitlang in ihrer Entstehung verfolgen. Oft machte ich mir zur Aufgabe zu untersuchen, ob nicht einzelne Blastomeren, anstatt sich zu theilen, *in toto* in das Innere des Embryo gelangen, um Entodermzellen in ähnlicher Weise zu bilden, wie wir es für metagenetische Hydromedusen als Regel fanden. Obwohl ich einige auf einen solchen Bildungsmodus hinweisende Bilder auch wirklich fand, so konnte ich doch nie eine Auswanderung bei Geryoniden mit Sicherheit constatiren, so dass ich sie auch nicht als existirend annehmen kann.

Ich muss hier besonders hervorheben, dass die Entodermbildung unserer Liriope sich keineswegs auf irgend einem Abschnitte des Embryo concentrirt, sondern gleichgiltig auf allen

Punkten der Oberfläche der Blastula erfolgt, wie es auch aus meiner früheren Arbeit [1]) hervorgeht. Unter Weiterbildung von Entodermzellen gestaltet sich der Keim zu einer soliden Parenchymella, in welcher wir zweierlei Elemente (ectoplasmahaltige Ectodermzellen und aus Endoplasma bestehende Entodermzellen) vorfinden. Die nähere Betrachtung der betreffenden Stadien zeigt uns ferner, dass eine bestimmte Anordnung der Blastomeren, welche sich in Längs- oder Querrichtung theilen, nicht existirt, da man oft zwei neben einander liegende Zellen in einer Richtung sich theilen sieht, während zwei andere sich in anderer Richtung vermehren, noch andere aber alterniren u. s. w.

Bald verwandelt sich die Parenchymella in eine Diblastula, indem sich die Entodermzellen zu einer einschichtigen Blase umordnen (Taf. V, Fig. 18). Die Entodermbildung durch Abtheilung centraler Zellhälften hat bereits gänzlich aufgehört, dafür aber bilden sich neue Entodermzellen durch Längstheilung der existirenden. Es theilen sich auch einige Ectodermzellen in Längsrichtung, obwohl diese Prolification bei weitem nicht so rege wie auf früheren Stadien erfolgt.

Die entsprechenden Stadien der *Geryonia proboscidalis* stimmen in den meisten Punkten mit den für Liriope angegebenen Verhältnissen überein. Die Entodermbildung beginnt auch hier nach dem Ablaufe des sechzehnzelligen Stadiums und erfolgt ebenfalls durch Quertheilung der an verschiedenen Punkten gelegenen Blastomeren (Taf. VI, Fig. 4, 5), welche ebensowenig eine bestimmte Anordnung zeigen. Die neugebildeten Entodermzellen theilen sich ihrerseits, um die Anzahl solcher Elemente zu vergrössern (Taf. VI, Fig. 5, *f*). Die Furchungshöhle ist im Allgemeinen stärker als bei Liriope entwickelt und wird oft bestehen, trotz der zunehmenden Anzahl der unregelmässig geordneten Entodermzellen (Fig. 5, 6). Die Ectodermzellen vermehren sich ungemein rasch, so dass ihre Anzahl bald diejenige der Entodermelemente bei weitem übertrifft.

Die gegebene Schilderung, welche auf erneuter Untersuchung basirt ist, stimmt mit meiner im Jahre 1881 gemachten Beschreibung [2]) in jeder Beziehung überein, wie sie auch mit meinen ersten in den Jahren 1870 und 1874 geäusserten Angaben zusammenpasst. In Betreff der Haupterscheinung der Entodermbildung, d. h. der Spaltung des Blastoderms in zwei Keimschichten, harmonirt sie ebenfalls mit der im Jahre 1873 durch

---

[1]) Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXVI, 1882, p. 436, Taf. XXVIII, Fig. 1, 2, 4.

[2]) A. a. O., p. 433, Taf. XXVIII, Fig. 1—6.

Fol[1]) gemachten Angabe; viel weniger stimmt sie dagegen mit der Darstellung des Delaminations- respective Furchungsprocesses, wie sie von diesem Forscher gegeben wird, überein. Wenn man die Abbildungen Fol's consultirt (a. a. O. Taf. XXIV, Fig. 7—9), so wird man an ihnen keine klare und detaillirte Wiedergabe des Delaminationsprocesses finden; dafür gibt dieser Autor zwei schematische Holzschnitte (Fig. 2 und 3), welche zwar mit der Beschreibung Fol's, nicht aber mit den von mir mehrmals beobachteten Erscheinungen stimmen. Nach diesem Autor erfolgt die Entodermbildung bei der Theilung in 96 Zellen, wobei 32 kleine Ectodermzellen ganz ruhig bleiben, während ebensoviel grössere Zellen sich in Ecto- und Entodermelemente delaminiren. In der Wirklichkeit beginnt aber die Entodermbildung viel früher und findet nicht auf einmal an allen Zellen statt, wobei auch die kleineren Elemente in Ectodermzellen zerfallen. Auch die sechste Furchung, bei welcher die Blastomeren durch schiefe Theilung in 64 Zellen regelmässig zerfallen sollen, ist bei Fol unrichtig beschrieben. Ein so scharfer Contrast zwischen kleineren und grösseren Blastomeren, wie er von diesem Forscher angenommen wird, existirt in der Wirklichkeit nicht, wie es ein Blick auf unsere Fig. 13, 15, 17 (Taf. V) und Fig. 5 (Taf. VI) beweist. Ebensowenig konnte ich mich von der eigenthümlichen schiefen Theilung überzeugen, welche nach Fol die sechste Furchung begleiten soll.

Der Furchungsprocess der *Aglaura hemistoma* zeichnet sich von dem aller anderen Medusen durch seinen ausgesprochen inäqualen Charakter aus. Es bilden sich vier Micromeren und ebensoviel Macromeren, von welchen sich wiederum vier mittelgrosse Zellen absondern; dann theilen sich sowohl die kleinen als auch die grossen Zellen (Taf. VII, Fig. 10), wobei sich der frühere gleichmässige Gang zu verwischen anfängt. Wenn man eine Zeitlang erwarten könnte, dass die inäquale Furchung zur Epibolie führen würde, so beweisen doch die bald folgenden Stadien, dass es dem nicht so ist: die grossen Zellen theilen sich rasch in kleinere Elemente, so dass sich der ganze Keim in eine solide Morula verwandelt, deren Zellen zwar verschieden gross sind, aber nicht die zwei scharf gesonderten Typen aufweisen, welche der Epibolie eigen sind (Taf. VII, Fig. 11—13). Indem sich die centralen Zellen der Morula bei weiterer Entwicklung stets auffallender von den inzwischen kleiner gewordenen peripherischen Elementen auszeichnen, erhalten wir

[1]) Jenaische Zeitschr., Bd. VII, 1873, p. 479 ff., Taf. XXIV, Fig. 4—14.

einen zweischichtigen Keim — eine Parenchymella, deren Entodermzellen saftig werden und sich dabei stark vergrössern, während die Ectodermzellen dagegen consistenter und körnchenreicher bleiben (Taf. VII, Fig. 14). Obwohl es mir nicht gelungen ist, zum Theil wegen der Seltenheit des Materials, zum Theil aber wegen der raschen Entwicklung der dabei schlecht zu conservirenden Embryone, die Detailvorgänge so genau wie ich es wünschte zu verfolgen, so glaube ich doch sicherlich, dass die Furchung bei Aglaura zu einer echten Morula führt, welche secundär durch die Anordnung der Elemente in zwei Hauptschichten zerfällt. Wenn man die Entodermbildung der Geryoniden, welche wesentlich auf Quertheilung der Blastodermzellen beruht, als primäre Delamination bezeichnet, so kann man den entsprechenden Vorgang bei Aglaura als eine secundäre Delamination in Anspruch nehmen. Die Entodermbildung der *Rhopalonema velatum* Geg., soweit ich dieselbe verfolgen konnte, gehört entschieden in die zweite Kategorie, obwohl die Furchung bei dieser Meduse einen äqualen Charakter trägt. Sie führt ebenfalls zur Bildung einer soliden Morula, deren Zellen sehr verschiedene, aber durch Uebergänge vermittelte Grössen aufweisen (Taf. VI, Fig. 13, 14). Die centralen Zellen, welche später das Entoderm liefern, zeichnen sich durch keine Besonderheiten von den peripherischen aus. Die Theilungen, welche ich an den letzteren beobachtete, waren sämmtlich Längstheilungen, so dass eine primäre Delamination in unserem Falle nicht anzunehmen ist; die centralen Zellen waren ebenfalls nicht selten in Theilung begriffen. Eine Eigenthümlichkeit, welche die Morulae der Rhopalonema auszeichnete, bestand darin, dass sie sich früh mit Flimmerhaaren bedeckten, welche dazu nicht immer zu je einem auf einer Zelle sassen, sondern bisweilen zu zwei und zu drei. In dieser sowie in manchen anderen Beziehungen zeigten die fettreichen Rhopalonema-Embryonen eine unverkennbare Aehnlichkeit mit entsprechenden Stadien bei Siphonophoren.

Mit der weiteren Entwicklung erschien die Grenze zwischen peripherischen und centralen Zellen bei Rhopalonema stets schärfer ausgesprochen, so dass wir eine zweischichtige Parenchymella erhielten (Taf. IV. Fig. 15), welche sehr an das entsprechende Stadium der Geryoniden erinnerte, obwohl wir im ersteren Falle eine secundäre, im letzteren dagegen eine primäre Delamination vor uns haben. Es ist mir leider nicht gelungen, die Entwicklungsgeschichte der Rhopalonema weiter zu verfolgen, obwohl ich hunderte von diesen Medusen bekam, die mir auch mehrmals ihre Eier ablegten; indessen wollten

sich die letzteren entweder gar nicht entwickeln, oder sie entwickelten sich nur bis zu einem gewissen Stadium, um bald darauf zu Grunde zu gehen.

Gehen wir nunmehr zur Familie der Aeginiden über, deren Repräsentanten uns manche interessanten Aufschlüsse über die Entodermbildung geben. Ich beginne mit *Aeginopsis mediterranea* J. Müll. (*Solmundella mediterranea* Häck.), da diese Art uns gerade die einfacheren Verhältnisse repräsentirt. Bei der Beschreibung des sechzehnzelligen Stadiums dieser Meduse habe ich bereits der Unterschiede, welche uns verschiedene Blastomeren darbieten, Erwähnung gethan. Dieses Stadium ist, ebenso wie bei Geryoniden, das letzte eigentliche Furchungsstadium, auf welches bereits die Entodermbildung folgt. Die letztere findet übrigens nicht nach dem Modus der auf Quertheilung beruhenden oder etwa der secundären Delamination, sondern in einer etwas anderen Weise statt. Bei der Zertheilung von sechzehn Blastomeren, welche mit einer Grössenzunahme des gesammten Embryo verbunden ist, rücken einige Zellen in das Innere der Keimmasse ein, während die anderen dagegen eine mehr oberflächliche Lage behalten. Diese letzteren Elemente zeichnen sich, wie ich das schon bei der Beschreibung des vierten Furchungsstadiums hervorgehoben habe, durch die starke Entwicklung der gestreiften Ectoplasmaschicht aus; die in's Innere vordringenden Zellen bestehen dagegen zum grössten Theil aus Endoplasma und behalten ihren Ectoplasmaüberzug nur an dem peripherischen, zur Oberfläche des Embryo gehörenden Abschnitte bei. Je tiefer eine solche Zelle eindringt, desto geringer bleibt ihr Ectoplasmaüberzug, so dass er schliesslich, als die Zelle nur mit einem dünnen Fortsatze mit der Oberfläche des Embryo verbunden bleibt, gänzlich verschwindet. Oft gelingt es, an einem und demselben Ei diese verschiedenen Stadien übersichtlich zu verfolgen und die Umänderungen des histologischen Charakters der Embryonalzellen zu constatiren (Taf. IX, Fig. 15—20). Bei der Untersuchung solcher Embryone kann man sich davon überzeugen, dass die Entodermbildung nicht an einem bestimmten Orte derselben concentrirt ist, sondern dass die Zellen von ganz verschiedenen Punkten der Oberfläche in's Innere gelangen (Fig. 15, 16, Fig. 17, 18, Fig 19, 20 *A, a*). In der Mehrzahl der Fälle sind solche Zellen von oberflächlich gelegenen umgeben; einigemale sah ich indessen zwei benachbarte Zellen (Fig. 15, 16, *a, b*) in das Innere des Embryo vordringen. Solche zu Entodermelementen sich umbildende Zellen fand ich regelmässig mit ruhenden

Kernen versehen; die von mir auf den betreffenden Stadien beobachteten Theilungen betrafen die oberflächlich liegenden Zellen und fanden in der Längsrichtung statt (Fig. 19). In seltenen Ausnahmefällen konnte ich an einigen in die Tiefe eindringenden Blastomeren eine Quertheilung wahrnehmen, so dass in solchen Fällen die Theilungsproducte eine Ecto- und eine Entodermzelle lieferten. Ueberhaupt waren an unseren Embryonen manche bemerkenswerthe individuellen Unterschiede zu constatiren. Dieselben betrafen sowohl die Grösse als die Anordnung und die respective Anzahl der Ecto- und Entodermzellen. So fand ich bei dem auf den Fig. 19 und 20 abgebildeten Embryo im Ganzen 32 Zellen, von welchen 25 das Ectoderm, 7 das Entoderm zusammensetzten; bei einem anderen, sonst ganz ähnlichen Embryo aus der gesammten Summe von 33 waren 22 Ectoderm- und 10 Entodermzellen.

Die Entodermbildung, welche bei Aeginopsis sogleich nach dem sechzehnzelligen Furchungsstadium begonnen und bis zum zweiunddreissigzelligen schon so grosse Fortschritte gemacht hat, hört indessen noch nicht so bald auf. Auf weiteren Stadien bemerkt man noch einzelne Zellen aus der Oberfläche in das Entoderm vordringen, so dass einige Zeit noch keine scharfe Grenze zwischen beiden Schichten zum Ausdruck kommen kann. Die Fig. 22 und 23 (Taf. IX) repräsentiren uns zwei Bilder eines Embryo, bei welchem ich im Ganzen 59 Zellen auffand, worunter 17 fertige Entodermzellen waren; von den übrigen waren einige im Begriffe in solche überzugehen, wie z. B. die Zelle *a*. Beim Zerklopfen konnte ich noch solche Entodermzellen auffinden, welche kaum die Oberfläche des Embryo berührten (Fig. 24). Bei näherer Untersuchung solcher Stadien konnte ich die Ueberzeugung gewinnen, dass die oberflächlichen Zellen sich rascher als die Entodermelemente vermehren, was die Differenzen zwischen beiden noch deutlicher markiren. Mit der weiteren Entwicklung ordnen sich die nunmehr viel zahlreicher gewordenen Ectodermzellen zu einer ganzen, von dem zu einem Parenchym zusammengelagerten Entoderm scharf abgesonderten Schicht, deren Elemente Geisselhaare bekommen und das charakteristische gestreifte Ectoplasma aufweisen (Fig. 25).

Die geschilderte Entwicklungsweise des Entoderms zeichnet sich von dem als secundäre Delamination bezeichneten Bildungsmodus hauptächlich dadurch aus, dass sich die Entodermzellen viel früher als solche differenziren, dass sich demnach keine gleichzellige Morula bildet, welche erst nach nachträglicher

Spaltung die Keimblätter erkennen lässt. Dass übrigens die beiden Bildungsarten (wir wollen die erstere als multipolare Einwanderung bezeichnen) nicht scharf von einander gesondert sind, sondern nur zwei Modificationen desselben Typus repräsentiren, beweist uns die Entwicklungsgeschichte des Entoderms bei *Polyxenia leucostyla* Will., zu deren Darstellung ich nunmehr übergehe. Bei der Betrachtung früherer Stadien musste schon die ausserordentliche Variabilität, welche uns verschiedene, sich ganz normal entwickelnde Embryonen aufweisen, besonders auffallen. Wir sahen bei derselben Thierart ausgesprochen inäquale Furchungen neben äqualen auftreten, wobei sich im ersteren Falle eine bedeutendere Grössendifferenz zwischen Blastomeren ausbildete. Wir sahen ferner, dass bei sechzehn — sogar schon vierzehnzelligen Embryonen die einzelnen Zellen bemerkenswerthe Verschiedenheiten in ihrer Anordnung zeigten. Alle diese Unterschiede verschärfen sich noch mehr bei der weiteren Entwicklung. In dem Falle, wenn eine äquale Furchung stattfindet, kommt es zur Bildung einer Morula mit geringen Grössenunterschieden der Blastomeren (Taf. VIII, Fig. 28, 29, 30, 31). Wäre hier ein histologischer Unterschied zwischen oberflächlichen und inneren Zellen vorhanden, ähnlich wie wir ihn bei Aeginopsis bemerkt haben, so hätte man schon auf diesem Stadium von bestimmten Elementen der beiden Keimblätter reden können; da das indessen nicht der Fall ist und die einzelnen Zellen sich nur durch verschiedene Lage auszeichnen, so müssen wir das betreffende Stadium als eine gleichzellige Morula in Anspruch nehmen, wenngleich es sich von selbst versteht, dass die centralen Elemente zu Entodermzellen werden. Obwohl auch bei *Polyxenia leucostyla* die Längstheilung vorherrschte (Fig. 28, 29), so sah ich doch viel häufiger als bei Aeginopsis Quertheilungen, namentlich an grösseren Blastomeren auftreten (Fig. 23, *a*, *c*), wobei die centralen Theilstücke sich als innere, zu Entodermelementen werdende Zellen gestalteten. Es erweist sich somit, dass bei äqualer Furchung eine Morula nach vorherrschender Längstheilung, also ähnlich (obwohl nicht identisch) wie bei Aeginopsis, sich bildet, während sie bei inäqualer Furchung mit Hilfe der Quertheilungen bewerkstelligt wird. Damit werden indessen noch nicht alle Variationen erschöpft. In den Fällen, wenn einige Blastomeren viel grösser als die übrigen sind und dabei in ihrer Vermehrung verzögern (Fig. 27), werden sie durch kleinere, sich rascher theilende Zellen vollkommen umwachsen, (Fig. 34, 35), so dass eine Art Epibolie zu Stande kommt. Die Spuren dieser verschiedenen Bildungsarten lassen sich noch an

fertigen Morulae erkennen, da bei der epibolischen Entwicklung die Grössenverschiedenheit der oberflächlichen und centralen Zellen viel auffallender, als bei der Morulabildung durch Umlagerung der Blastomeren oder durch Quertheilung der letzteren auftritt (Fig. 29, 31, 33). Es muss hier nochmals nachdrücklich betont werden, dass diese Bildungsverschiedenheiten auf den Abweichungen in der Furchungsart fussen, und dass je inäqualer die Furchung ist, desto mehr die weiteren Stadien eine Aehnlichkeit mit Epibolie gewinnen, während es bei äqualer oder einer weniger inäqualen Furchung zur Bildung von Verschiebungs-, respective Delaminationsmorula kommt. Ob sich der Embryo in beliebiger Art entwickelt, so erfährt er doch constant ein Parenchymellastadium, welches mit dem entsprechenden Zustande bei Aeginopsis durchaus übereinstimmt und einen kugelförmigen zweiblätterigen Embryo darstellt, dessen Ectoderm aus einer Schicht Cylinderzellen, das Entoderm aus einer Anhäufung polygonaler Elemente zusammengesetzt erscheinen (Fig. 36). Die ersteren erlangen bald darauf die Geisselhaare, bleiben aber wie vorher ohne ein differenzirtes streifiges Ectoplasma bestehen.

Die auffallenden Verschiedenheiten in der Furchung unserer *Polyxenia leucostyla* steht nicht so einzeln da und erinnert an die Verhältnisse, welche Wilson[1]) bei Renilla auffand, wo er fünf verschiedene Modificationen im Furchungsprocesse constatiren konnte.

Obwohl ich zu verschiedenen Zeiten sehr viele geschlechtsreife Exemplare von *Polyxenia albescens* (*Cunina albescens* Geg., *Solmissus albescens* Häck.) in meinen Gläsern hielt, so bekam ich doch nur ein einziges Mal im Jahre 1880 in Neapel einige befruchtete Eier, an denen ich nur einige Stadien einigermassen beobachten konnte. Ich sah dabei, dass sich die grossen, fettreichen Eier durch innere Furchen theilten, worauf sich eine gleichzellige Morula bildete; diese spaltete sich in zwei Keimblätter, wovon das äussere dünn und wimpertragend war, während das innere ein grosszelliges Parenchym darstellte. Sowohl die embryonalen Vorgänge als die freischwimmende Larve zeigten eine bemerkenswerthe Aehnlichkeit mit Syphonophoren. Auf dem letzten von mir beobachteten Stadium bildete sich eine Mundöffnung, worauf die Larven abstarben, ohne zur Tentakelbildung zu gelangen.

[1]) Variation in the Yolk-cleavage of Renilla, Zoolog. Anz., V. Jahrg., 1882, Nr. 123, p. 545.

Von den wenigen Acraspeden, welche ich untersucht habe, habe ich die Entodermbildung am genauesten bei *Nausithoë marginata* Köll. verfolgt. Obwohl hier die dritten und vierten Furchungen ausgesprochen inäqual sind, so gleichen sich doch bei weiteren Theilungen die Grössenunterschiede der Blastomeren soweit aus, dass wir eine Blastula, an welcher die früheren Pole nicht mehr zu erkennen sind, erhalten (Taf. X, Fig. 9, 10); die einzelnen Zellen zeigen noch einige Unterschiede, welche indessen nur wenig auffallen und auf weiteren Stadien sich gänzlich verwischen. Auf das Blastulastadium angelangt, macht der Embryo eine lange Pause, welche bis vierundzwanzig Stunden dauert, während welcher Zeit es nur zu einer Zellenvermehrung kommt, ohne weitere Formveränderungen aufzuweisen. Die Blastula zeichnet sich von derjenigen der *Aurelia aurita* durch die starke Ausbildung der Furchungshöhle aus, welche auch auf weiteren Stadien bestehen bleibt.

Achtundvierzig Stunden nach dem Eierlegen verwandelt sich die Blastula in eine zugespitztovale schwärmende Larve (Taf. X, Fig. 11), deren Blastoderm sich am hinteren Ende auffallend verdickt. Dasselbe ist aus cylindrischen Zellen zusammengesetzt, welche im verdickten Larvenende in die Länge ausgezogen sind und gegen einander convergiren. Am ganzen Blastoderm ist ein farbloses Ectoplasma und ein gelblich gefärbtes Endoplasma zu unterscheiden, welches letztere an den Zellen des hinteren Körpertheils merklich stärker entwickelt erscheint. Einige Blastodermzellen zeichnen sich durch ihre verkürzte und rundliche Gestalt aus (Fig. 11 *a*) und repräsentiren die sich zur Theilung vorbereitenden Elemente. Bei der Weiterentwicklung erweist sich als äusserst bedeutungsvoll, dass eine ganze Reihe Zellen des hinteren Larventheils gleichmässig gelb gefärbt erscheinen, da die gelben Körnchen, welche früher im Endoplasma concentrirt waren, nunmehr auch das Ectoplasma überfüllen. Solche eigenthümlich gebaute Zellen fangen nun an, sich in's Innere des Larvenkörpers einzuziehen, wobei sie in ihrem Zusammenhange erhalten bleiben. Es entsteht somit eine seichte Einstülpung (Taf. X, Fig 12), welche die allbekannte Gastrulation vorstellt. Indem sich die Anzahl gleichmässig gelber Zellen vergrössert, wölbt sich der innere Rand des einstülpenden Blastodermtheils aus, was die Configuration der Furchungshöhle stark verändert (Fig. 13). Während man bei Betrachtung des vorhergehenden Stadiums vom vegetativen Pole aus nur eine ganz seichte Vertiefung erblickte, kann man nunmehr eine sich allmälig vertiefende Einbuchtung mit deutlichen Contouren (Fig. 14 *bl*) wahr-

nehmen. Die Grösse sowie die Form des Blastopors sind bei verschiedenen Individuen und auf verschiedenen Stadien merklich verschieden. Im Allgemeinen kann man bemerken, dass die Contouren der Einstülpungsöffnung durchaus nicht jene radiäre Regelmässigkeit zeigen, welche man *a priori* erwarten sollte (Fig. 15 *bl*). Mit dem Fortschreiten der Entodermeinstülpung verwandelt sich die ursprünglich umfangreiche Furchungshöhle in einen Spaltraum, welcher bald gänzlich verschwindet, da der Entodermsack dicht an die Ectodermschicht zu liegen kommt (Fig. 16). Die Invaginationshöhle erscheint nur wenig entwickelt, und der Blastopor (Fig. 17 *bl*) verwandelt sich in eine winzig kleine ovale Oeffnung, welche sich bald vollständig schliesst (Fig. 18). Wenn wir die kurz besprochenen Invaginationsstadien überblicken, so erhalten wir den Eindruck, dass die gesammte Einstülpung auf Kosten der Blastodermzellen stattfindet, welche ihre ursprüngliche Structur (Differenzirung in Ecto- und Endoplasma) verlieren und sich in's Innere einziehen, während zu gleicher Zeit die Anzahl der Blastodermzellen durch Theilungen an der oberen Hälfte des Larvenkörpers ersetzt wird.

Es bildet sich bei *Pelagia noctiluca* ebenfalls eine Blastula mit weiter Furchungshöhle. Nachdem sich die Blastodermzellen mit Geisseln ausgerüstet haben, beginnt eine Invagination als eine ganz seichte Einbuchtung am hinteren Larvenende; sie vertieft sich allmälig, um eine uhrglasförmige Wölbung zu erzeugen (Taf. X, Fig. 23). Bei näherer Untersuchung bemerkt man keine so scharfen Unterschiede der invaginirten Schicht wie bei Nausithoë, nur erscheint dieselbe etwas fettreicher als das übrige Blastoderm; verkürzte, d. h. zur Theilung vorbereitete Zellen findet man sowohl im letzteren, als auch im Einstülpungssacke, so dass die Zunahme an Zahl der Entodermelemente wenigstens zum Theil der Vermehrung an Ort und Stelle zuzuschreiben ist (Fig. 23 *a b*). Bei Betrachtung der Einstülpungsstadien nach vorheriger Behandlung mit Reagentien und auf Schnitten fällt ein feinkörniger, structurloser Niederschlag in der Furchungshöhle auf, welcher offenbar mit denjenigen „Fettkörnchen", welche von Kowalevsky (a. a. O. p. 8, 10, Taf. III, Fig. 8 *a*, Fig. 9) hervorgehoben worden sind, indentisch ist. So sehr ich nach zelligen Elementen in diesem Niederschlage suchte, in der Hoffnung ein rudimentäres Mesoderm aufzufinden, musste ich doch zum negativen Resultate gelangen.

Rascher als die Vertiefung des Einstülpungssackes findet das Weiterwachsthum des sich allmälig verjüngenden Ectoderms statt, so dass beide Bildungen, anstatt sich immer zu nähern

(wie etwa bei Nausithoë), durch einen noch grösseren Zwischenraum von einander getrennt werden (Fig. 24). Es bildet sich dabei eine eigenthümlich verlängerte Gastrula, denjenigen ähnlich, welche Krohn (Müller's Archiv 1855, Taf. XX, Fig. 1, 2) abgebildet hatte.

Indem meine Beobachtungen die Angaben Krohn's und Kowalevsky's über die Entodermbildung bei Acalephen bestätigen, können sie als Stütze für die Ansicht gelten, dass eine echte Invagination, welche wir bei Craspedoten vermissen, bei Acraspeden dagegen unter den Repräsentanten verschiedener Familien verbreitet ist. Dass trotzdem aber im Bereiche der letztgenannten Gruppe auch andere Arten der Entodermbildung vorkommen, beweisen uns die Untersuchungen Kowalevsky's über Lucernaria, wo sich ganz bestimmt keine Einstülpungsgastrula bildet. Da ich die Präparate meines verehrten Freundes selbst untersuchte, so kann ich seine Angaben[1]) vollkommen bestätigen und noch hinzufügen, dass die Entodermbildung der Lucernaria, so weit sie sich eben bei der ungünstigen Beschaffenheit der Elemente erforschen lässt, am ehesten an den entsprechenden Vorgang der Aeginiden erinnert.

Während sich die Entwicklungsgeschichte der Hydropolypen viel näher an diejenige der metagenetischen Medusen anschliesst, erfolgt doch die Entodermbildung bei ihnen grösstentheils nicht nach dem Modus der hypotropen Migration, sondern in einer Weise, welche sich viel mehr der Entodermbildung bei hypogenetischen Medusen nähert. Bei *Eudendrium capillare* führt die äquale Furchung zur Bildung eines grosszelligen Keimes, in welchem frühzeitig eine wenig entwickelte Furchungshöhle auftritt. Die Blastomeren zeigen dabei eine deutliche Trennung in Ecto- und Endoplasma, wovon die erstere kleinere, dunkel contourirte Körnchen enthält, während die letztere von grösseren, orange gefärbten Dotterkügelchen erfüllt ist. Nach der Zunahme an Zahl der Blastomeren theilen sie sich derart, dass das Ectoplasma in der äusseren Zellenschicht bleibt, das Endoplasma sich dagegen in der inneren Zellenmasse, welche die kleine Furchungshöhle vollständig ausfüllt, concentrirt. Es bildet sich hier somit eine ähnliche primäre Delamination, wie wir sie nur bei Geryoniden angetroffen haben; und obwohl ich bei Eudendrium wegen des Reichthums an Dottermaterial keine Kernspindeln wahrnehmen konnte, so lässt es doch über den Bildungsmodus nach der Beschaffenheit der Zellen urtheilen.

[1]) Zoolog. Anzeig., Jahrg. VII, 1884, Nr. 184, p. 713.

Bei anderen von mir untersuchten Hydropolypen herrscht die secundäre Delamination in Verbindung mit einem Morulastadium. Die Furchung geht in einer quasiregulären Weise vor sich, so dass verschieden grosse Blastomeren entstehen, welche durch alle Uebergänge miteinander verbunden sind. Indem die Furchungselemente sich zu einer compacten Keimmasse zusammenlagern, bilden sie eine echte Morula, deren Zellen, obwohl nicht alle untereinander gleich gross, doch ganz gleich gebaut erscheinen und folglich keinen Unterschied von Ecto- und Entodermzellen erkennen lassen. Erst nachdem die Anzahl der Embryonalzellen sehr bedeutend geworden ist, bilden die peripherisch liegenden Elemente eine zusammenhängende Schicht, welche sich durch eine scharfe Contour von der inneren Parenchymmasse absondert. Eine derartige Entodermbildung beobachtete ich bei *Tubularia mesembryanthemum*, *Campanularia angulata*, *Plumularia setacea* und *Sertularia pumila*. Ein solches Bild einer typischen secundären Delamination entspricht vollkommen den älteren Erfahrungen von Allman[1]) an *Laomedea flexuosa*, F. E. Schulze[2]) an *Cordylophora lacustris* u. s. w. In der neueren Zeit hat Hamann[3]) ähnliche Angaben über mehrere Hydropolypen gemacht. Eine Ausnahme konnte er nur für *Halecium tenellum* constatiren, bei welcher Art es zur Bildung einer einschichtigen Keimblase kommt, worauf sich die Blastodermzellen in die Furchungshöhle hineinrücken und dieselbe allmälig ganz ausfüllen. Nach den Abbildungen Hamann's zu urtheilen (a. a. O. p. 528, Holzschnitt 1 und 2) sind seine bezüglichen Beobachtungen zu unvollständig, um daraus irgendwelche Schlussfolgerungen zu ziehen. Dies ist umso bedauernswerther, als meine eigenen Untersuchungen über einen ähnlichen Bildungsmodus bei *Campanularia caliculata* noch vom Jahre 1869 datiren und keinen Aufschluss über manche wichtige Fragen zu geben im Stande sind. Nach einer irregulären Achttheilung zerfällt der Keim in eine grössere Anzahl verschieden grosser Blastomeren, welche sich um die Furchungshöhle gruppiren. Es bildet sich dann eine echte Blastula, an deren Innenwand ein anfangs dünnes Entoderm zum Vorschein kommt. Allmälig entwickelt sich das letztere zu einer mächtigen Schicht, welche die gesammte Furchungshöhle ausfüllt, wobei die Larve in die bekannte „Planula-

---

1) Gymnoblastic or tubularian Hydroids, I, 1871, p. 86.

2) Ueb. d. Bau u. d. Entwickl. v. *Cordylophora lacustris*, 1871, p. 38, Taf. IV.

3) Jenaische Zeitschr., Bd. XV, 1882, p. 505 ff.

form" übergeht. Da ich bei dieser Form (ebenso wie bei *Halecium tenellum*) eine Entodermbildung durch Migration vermuthe, zumal die ganze Entwicklung sich eng an diejenige metagenetischer Medusen anschliesst, so suchte ich in den letzten Jahren eifrigst nach dem passenden Materiale, um diese Frage nach Kräften zu erledigen. Nachdem ich vergebens in Messina und Villafranca alle dort vorkommenden Hydropolypen durchsuchte, begab ich mich nach Triest, in der Hoffnung, dort passendere Arten aufzufinden; dies gelang mir indessen auch nicht, da ich anstatt der *Campanularia caliculata* dort nur *C. angulata* mit einer secundären Delamination erhalten konnte. Somit kann ich nur die Ausfüllung der empfindlichen Lücke späteren Forschungen überlassen.

Wenn wir bei der in die Augen schlagenden Thatsache, dass die Entodermbildung der Hydropolypen im Ganzen sich enger an die hypogenetischen als an metagenetische Medusen anschliesst, verweilen wollen, so müssen wir vor Allem bemerken, dass bei beiden ersteren Gruppen der betreffende Vorgang während der unbeweglichen Embryonalstadien am Boden oder unter dem Schutze der Sporensäcke oder Gonangien erfolgt, während er bei metagenetischen Medusen im Laufe der Schwärmeperiode zu Stande kommt. Möglicherweise wirkt die letztere als eine Bedingung für die Concentration der Entodermbildung am hinteren Larvenende, während bei den ruhigen Embryonen ersterer Gruppen ein solches Moment überhaupt fehlt.

Indem wir sämmtliche in diesem Capitel angeführten Thatsachen überblicken, kommen wir zunächst zum Resultate, dass die Entodermbildung bei Medusen mannigfaltiger, als bei irgend einer anderen Thiergruppe erfolgt. Abgesehen von den höher stehenden Typen, wie Ambulacrarien, Mollusken oder Würmer, finden wir auch bei näheren Verwandten der Medusen, wie Ctenophoren und Anthozoen, eine viel einförmigere Entodermbildung; nur die Spongien, welche in dieser Beziehung sich durch auffallende Variationen auszeichnen, scheinen den Medusen nicht nachzustehen. Bei den letzteren können wir zwei Haupttypen der Entodermbildung aufstellen: eine allseitige, multipolare Entodermbildung und eine am hinteren Larvenende concentrirte, oder hypotrope Entodermbildung. Der erstere Typus offenbart sich entweder als eine auf Quertheilung der Blastodermzellen beruhende, oder primäre Delamination (Geryoniden, Eudendrium), als eine allseitige oder multipolare Einwanderung (Aeginopsis), als eine mit Morulabildung verknüpfte secundäre Delamination (Aglaura, Rhopalonema,

die meisten Hydropolypen), oder endlich als eine gemischte Delamination, wobei die Entodermzellen zum Theil durch Quertheilung oder Einwanderung oder auch durch nachträgliche Differenzirung, wie bei der secundären Delamination entstehen *(Polyxenia leucostyla)*. Der letzte Bildungsmodus bildet einen Uebergang zwischen den vorhergehenden und der Epibolie, welche uns in den zweiten Typus überführt. Die hypotrope Entodermbildung erscheint hauptsächlich als hypotrope Einwanderung (metagenetische Hydromedusen) oder als Invagination (viele Acraspeden). Der Versuch, diese verschiedenen Bildungsarten unter einen allgemeinen Gesichtspunkt zu stellen, soll im letzten Capitel gegeben werden.

VIERTES CAPITEL.

Larven metagenetischer Medusen und deren Verwandlung.

1. Craspedoten. Bau der Larven. — Zwei Typen der Verwandlung. — Polypenformen und deren systematische Beziehungen. — 2. Nausithoëlarven und deren Verwandlung.

Bei sämmtlichen Craspedoten mit Generationswechsel erscheinen die aus Eiern entstandenen, freischwimmenden Larven zunächst als echte Parenchymellen. Indem sich bei ihnen das Entoderm auf dem Wege der hypotropen Einwanderung bildet, stellt dasselbe eine, die ganze Furchungshöhle ausfüllende Masse von unregelmässig zusammengelagerten Zellen, welche rundlich oder polygonal contourirt sind, dar. Das Ectoderm wird durch eine Schicht schmaler Geisselzellen, welche gleichmässig die gesammte Oberfläche bekleiden, repräsentirt. Dieses Parenchymellastadium erscheint bei sämmtlichen von mir untersuchten Medusen sehr uniform: es ist abgerundet cylindrisch und erscheint am vorderen (d. h. nach vorne gerichteten) Ende breiter als am hinteren (Taf. I, Fig. 15 von Tiara, Fig. 30 von Rathkea; Taf. III, Fig. 25 von *Clytia flavidulum;* Taf. IV, Fig. 9, 10 von Mitrocoma). Die Larven derjenigen Medusen, welche sich durch die Durchsichtigkeit ihrer Eier auszeichnen, erscheinen ebenfalls durchsichtig; bei *Oceania armata, Rathkea fasciculata* und *Laodice cruciata* sind sie dagegen beim durchfallenden Lichte schwarz bis schwarzbraun. Auf ihrer gesammten Oberfläche gleichmässig mit langen Geisseln bedeckt, schwimmen solche Larven in spiraler Richtung, den animalen Pol stets nach vorne gerichtet. Bei histologischer Untersuchung der Querschnitte (Taf. II, Fig. 34), sowohl wie der zerklopften Parenchymellae erscheint das Ectoderm als eine dicke Schicht vom Entoderm

scharf abgesonderter Zellen, deren unteren Enden jedoch noch abgerundet sind. Während die grösste Mehrzahl dieser Elemente als cylinderförmige Geisselzellen auftreten, finden sich hie und da einzelne abgerundete Zellen, welche eine tiefe Stellung einnehmen und als eine Art subectodermaler Elemente anzusehen sind (Fig. 34). Das Entoderm besteht aus verhältnissmässig grossen Parenchymzellen, an denen man verschiedenartige Protoplasmafortsätze wahrnimmt (Fig. 26—28). Als auffallende Eigenthümlichkeiten des betreffenden Parenchymellastadiums müssen feine Körnchen im Ectoderm des hinteren Sechstels der Larven von *Tima pellucida* erwähnt werden, sowie ferner die Zusammensetzung vieler Mitrocomalarven aus mehreren Individuen. Ich habe bereits im vorigen Capitel des Umstandes erwähnt, dass sich bei *Mitrocoma Annae* zwei oder drei Blastulae zu einem Ganzen verschmelzen; Anfangs erscheinen die Grenzen einzelner Keime noch deutlich, dann aber werden sie mehr oder weniger verwischt, so dass nur die abnorme Grösse auf die Zusammensetzung der daraus hervorgehenden Stadien hindeutet. Indessen kann man in einigen Fällen (wie z. B. auf der Fig. 10, Taf. IV) noch an der freischwimmenden Larve die in dieselbe eingegangenen Individuen unterscheiden. Wie es aus der weiteren Darstellung hervorgehen wird, erscheinen solche abnorm grosse Larven keineswegs als untergehende Monstrositäten, sondern verwandeln sich in ganz gewöhnlicher Weise zu Hydrosomen.

Während nun bei einigen Arten, wie gerade bei *Mitrocoma Annae*, dann auch bei den von mir untersuchten Oceaniden und bei *Laodice cruciata* die Larven auf dem beschriebenen Stadium stehen bleiben, machen sie bei Clytien, Obelia und, nach Claus, auch bei Aequoraea noch weitere Fortschritte in ihrer Entwicklung. — Am zweiten Tage der Schwärmeperiode erscheinen die erten Nesselkapseln am hinteren Drittel des Ectoderms (Taf. II, Fig. 31); sie bilden sich aus eigenthümlichen, neben dem Nucleus liegenden kernartigen Körpern im Innern der Ectodermzellen (Taf. III, Fig. 3), wobei sie die charakteristische Spindelform und scharfe Contour erhalten (Taf. II, Fig. 29, 30). Am Entoderm lassen sich folgende Erscheinungen constatiren. Die peripherischen Zellen ordnen sich zu einer regelmässigen Schicht saftiger, grösserer Elemente, während die centralen ihren ursprünglichen parenchymatösen Charakter behalten (Taf. II, Fig. 31). Bei Untersuchung zerklopfter Larven stellt es sich heraus, dass zwischen Entodermzellen ein Kampf stattfindet, welcher sich darin offenbart, dass die grösseren Zellen ihre

kleineren Nachbarinnen aufnehmen. Nicht selten findet man Entodermzellen mit mehreren bereits eingeschlossenen und mit einer in Aufnahme begriffenen Zelle (Taf. III, Fig. 2), wobei man über die Natur der letzteren nach der Kerntinction urtheilen kann (Fig. 2, *n*, *n*). Viele Entodermzellen erscheinen mit verschieden grossen und überhaupt verschiedenartig aussehenden Körpern überladen (Fig. 4), welche wohl als Ueberreste der aufgenommenen Zellen gedeutet werden müssen. Es findet somit eine intracelluräre Verdauung im Bereiche des Larvenentoderms statt, ähnlich wie sie bei der Metamorphose sowohl wie bei der embryonalen Entwicklung verschiedener Thiere beobachtet worden ist. Die centralen Zellen werden von den stärkeren peripherischen aufgefressen, worauf nun an Stelle der ersteren ein feiner Spaltraum zum Vorschein kommt (Taf. II, Fig. 32).

Die so weit fortgeschrittenen Larven bewegen sich nicht nur mit Hilfe ihrer Geisseln, sondern machen noch starke Contractionen des gesammten Körpers, wobei sie sich entweder in der Längsachse zusammenziehen, oder nach den Seiten krümmen. Solche Bewegungen werden durch feine Muskelfortsätze bewerkstelligt, welche von der Innenfläche der Ectodermzellen abgehen und sich zu Muskelfibrillen vereinigen (Taf. II, Fig. 29). Als eigenthümliche Ectodermbildungen müssen noch besondere Zellen mit äusserst feinen an die Peripherie abgehenden Ausläufern hervorgehoben werden (Fig. 29), welche vielleicht als Sinnesorgane in Anspruch genommen werden müssen. Echte Nervengebilde konnte ich bei den von mir untersuchten Medusenlarven überhaupt nicht auffinden. Gegen den Schluss des Larvenlebens vermehrt sich die Anzahl der Nesselkapseln recht bedeutend, so dass sie an sämmtlichen Theilen des Ectoderms erscheinen; am Entoderm, wo sie Claus bei Aequorea fand, konnte ich sie jedoch nicht wahrnehmen.

Eine so grosse Entodermhöhle, wie sie Kowalewsky bei älteren Obelialarven abbildet (a. a. O. Taf. I, Fig. 9), konnte ich bei den von mir untersuchten Larvenstadien überhaupt nicht auffinden; die schwarzen Körnchen, welche zur Zeit der Höhlenbildung an der äusseren Hälfte der Entodermzellen deponirt werden und welche auch von Merejkowsky erwähnt werden, sind eventuell als Residua nach der intracellulären Verdauung zu betrachten (man vergl. Taf. II, Fig. 32).

Die Larven der erstgenannten Gruppe (Oceaniden, Laodice, Mitrocoma) setzen sich nach einer mehr oder weniger langen Schwärmerperiode fest, indem sie, unter Verlangsamung der

Wimperbewegungen, auf den Boden fallen, ihre ursprüngliche Körperform dabei behaltend. Wir finden somit auf dem in Gläser gelegten Objectträger wurstförmige, gerade oder gekrümmte Larven, an denen man die frühere Zusammensetzung sowie die Geisselhaare deutlich wiedererkennt. Die letzteren verschwinden jedoch bald darauf, und es erscheint an der gesammten Oberfläche eine äusserst feine Cuticularschicht, welche sich bei weiterer Entwicklung allmälig verdickt und an einigen Stellen von dem Ectoderm abhebt. Die Gestalt solcher Hydrosomenanlagen ist bei Mitrocoma eine sehr verschiedene, wie es ein Blick auf die Fig. 11—13 (Taf. IV) lehrt. Nicht selten verbreitert sich die festgesetzte Larve an dem befestigten Ende, so dass sich dann eine scheibenförmige Anlage differenzirt, auf welcher der übrige Körpertheil sich stielartig hervorhebt (Fig. 12). Erst längere Zeit nach dem Festsetzen bilden sich die ersten Nesselkapseln, und zwar an demjenigen Theile, welcher dem hinteren Ende der freischwimmenden Larve entspricht (Fig. 12, 13). Auch die Entodermhöhle erscheint bei den Larven dieses Typus erst lange nach der Anheftung, wobei ich jedoch nicht constatiren konnte, ob hier ebenfalls dies durch intracelluläre Verdauung zu Stande kommt. Die verschiedene Grösse der Hydrosomenanlagen stimmt durchaus mit den Grössenunterschieden der Larvenformen überein und lässt sich auf die oben hervorgehobene Verwachsung der Blastulae zurückführen; sie wird durch die Fig. 12 und 13 illustrirt, welche beide unter derselben Vergrösserung mit dem Prisma genommen werden und siebentägige Stadien repräsentiren. An dem grösseren Hydrosma hat sich am vorderen Körperende noch ein knospenartiger Aufsatz ausgebildet, welcher die Anlage eines Individuums darstellt.

Es besteht somit im Ganzen eine grosse Mannigfaltigkeit in der Entwicklung des Trophosoms bei den Formen der ersten Gruppe. In einigen Fällen verwandelt sich die gesammte Larve in Hydrorhiza, von welcher durch nachträgliche Knospung ein oder mehrere Hydranten zur Bildung kommen; in anderen Fällen gibt dagegen die Larve sowohl der weniger ausgebildeten Hydrorhiza als auch der Anlage des ersten Hydranten Ursprung. Solche Unterschiede kommen sogar im Bereich einer und derselben Art vor, wie z. B. bei *Mitrocoma Annae*. Bei *Oceania armata* verwandelt sich die Larve in sämmtlichen von mir beobachteten Fällen ausschliesslich in eine Hydrorhiza, welche sich bald verzweigt und daraufhin die Hydrantenknospen treibt. Bei *Tiara leucostyla* ist dagegen der doppelte

Charakter der festgesetzten Larve deutlich ausgesprochen: während ihr vorderer Theil sich in eine verhältnissmässig schwach entwickelte, unverzweigte, von einer Hydrotheca umgebene Hydrorhiza verwandelt, geht der hintere Larventheil direct in die Anlage des Hydranten über. Dass man unter solchen Verhältnissen eine grosse Schwierigkeit bei der Bestimmung der Individualität empfindet, versteht sich von selbst, zumal wenn man sich an die Verschmelzungserscheinungen bei Mitrocoma erinnert.

Bei den Medusen des zweiten Typus (Clytia, Obelia), deren Larven sich durch einen weiteren Ausbildungsgrad auszeichnen, gestaltet sich die Metamorphose in einer viel uniformeren Weise. Die Larven setzen sich nicht mit ihrer ganzen Länge, sondern ausschliesslich mit dem vorderen Ende fest, wobei sie sich oft auf der Oberfläche des Wassers verwandeln. Bei *Clytia flavidulum*, bei welcher ich überhaupt diesen Process am besten beobachtet habe, befestigt sich die noch mit thätigen Geisselhaaren versehene Larve mit ihrem vorderen Körperpole, worauf sich der vordere Larventheil stark ausbreitet (Taf. II, Fig. 35): die hintere Körperfläche macht dabei starke kreisende Bewegungen, womit gleichzeitig auch die Geisseln eifrig wimpern. Unter solchen Erscheinungen breitet sich die in Verwandlung begriffene Larve weiter aus, und zwar mit einer solchen Schnelligkeit, dass zehn Minuten nach dem Festsetzen vom ganzen vorderen Körpertheil nur ein kleiner hügelförmiger Ueberrest bleibt (Fig. 36). Bald geht auch der letztere gänzlich verloren, so dass die verwandelte Larve in eine ganz flache scheibenförmige Platte übergeht (Taf. III, Fig 5); im Centrum der oberen Fläche derselben kann man noch einen Haufen Nesselkapseln unterscheiden, welcher die Stelle bezeichnet, an welcher die hintere Larvenspitze früher sass. Die Geisselhaare verschwinden nunmehr vollkommen und der äussere Contour des Entoderms erscheint unregelmässig zickzackartig gespaltet. An dieser Körperschicht unterscheidet man ebenso wie auch an früheren Stadien nur eine dicke Schicht Cylinderzellen, deren Ecto- und Endoplasma durch eine scharfe Linie von einander getrennt bleiben; die Muskelfortsätze verschwinden, ebenso wie die Geisselhaare. Das Entoderm erscheint als eine Schicht fetthaltiger, unregelmässig contourirter Zellen, welche so dicht an einander liegen, dass eine Höhle gar nicht zum Vorschein kommt. Mit der weiteren Entwicklung werden die äusseren Contouren glatter und schärfer, worauf sich eine feine Lage Cuticularsubstanz absondert; die innere Grenze des Ectoderms

gestaltet sich dagegen bogenartig, den Ausbuchtungen des Entoderm genau folgend (Taf. III, Fig. 6). Zu gleicher Zeit hebt sich vom Centrum der Scheibe eine hügelförmige Knospe hervor, welche uns die Anlage des ersten Hydranthen repräsentirt. Während sich diese Knospe zu einem gegliederten Hydrocaulus verlängert, differenzirt sich die scheibenförmige Anlage der Hydrorhiza derart, dass sie eine mehrlappige runde Platte darstellt (Taf. III, Fig. 7). Die Anzahl der Lappen ist auch im Bereiche einer und derselben Species eine verschiedene, so dass ich Individuen mit drei bis sieben Segmenten fand; von Aussen erscheinen die Letzteren mit einer nunmehr ziemlich festen Cuticula überzogen, während sie im Innern eine ansehnliche Gastrovascularhöhle enthalten. Die beiden Körperschichten erfahren dabei keine erheblichen Structurveränderungen; im Ectoderm bildet sich eine ansehnliche Anzahl Nesselkapseln, während das Entoderm seinen definitiven epithelialen Charakter annimmt.

Wir sehen somit, dass neben der höheren Differenzirung der freischwimmenden Larve auch das daraus entstehende festsitzende Stadium einen weiteren Ausbildungsgrad zeigt: die plattenförmige Anlage gestaltet sich zu einem selbständigen Ganzen, an welchem wir eine deutliche Antimerie erblicken. Wenn sich die Medusenlarve in eine solche Platte unter Behaltung der Musculatur, resp. der freischwimmenden Lebensweise verwandelte, so hätten wir eine medusenähnliche Form erhalten, welche der Hydrorhiza-Anlage entsprechen würde. Möglicherweise hat etwas Aehnliches im Bereiche einiger Siphonsphoren stattgefunden, wo wir z. B. bei Porpita junge Stadien finden, deren Scheibe ein segmentirtes Entoderm aufweist.

Die von mir aus Meduseneiern gezogenen Hydropolypen gehören verschiedenen Gruppen an. Diejenigen der *Tiara leucostyla* müssen zur Familie der Clavidae beigezählt werden. Die freischwimmende Larve setzt sich ihrer Länge nach fest und verwandelt sich in einen Zustand, an welchem wir zwei Theile unterscheiden, wie es bereits früher hervorgehoben worden ist. Der hintere, dünnwandigere Abschnitt bedeckt sich mit einem dünnen Periderm, welches an der Grenze des Hydranten plötzlich aufhört; der vordere Theil verwandelt sich in den Primärpolypen mit einem kurzen conischen Rüssel, an dessen Basis anfangs zwei dünne Tentakel hervorsprossen. Das Entoderm des Hydranten ist stark verdickt, so dass die Gastrovascularhöhle als ein feiner Spalt erscheint, während sie sich

in der Hydrorhiza-Anlage zu einem ansehnlichen Volumen ausdehnt. Später sprosst noch ein dritter Tentakel hervor, welcher ähnlich wie die beiden ersteren aussieht, nur etwas kürzer bleibt; die stark entwickelten Nesselkapseln sammeln sich zu kleinen Haufen, welche die Tentakeln in scheinbare Segmente zertheilen (Taf. I, Fig. 17). Obwohl solche Polypen längere Zeit in meinen Versuchsgläsern lebten, so wollten sie doch nicht sich weiter entwickeln und zeigten im Gegentheil Involutionserscheinungen: die Tentakeln bildeten sich zu kleinen Stummeln zurück, worauf auch das ganze Thier zu Grunde ging.

Der Polyp von *Oceania armata* gehört ebenfalls in die Familie der Clavidae. Die Larve verwandelt sich hier in eine verlängerte Hydrorhiza, welche sich mannigfaltig verzweigt und an einigen Punkten gleichzeitig mehrere zapfenförmige Hydrantenknospen treibt. An dem Vordertheile der Letzteren erhebt sich hügelförmig die centrale Anlage des Rüssels und an beiden Seiten zwei Tentakelsprossen; daraufhin erscheinen noch zwei andere Tentakelanlagen der ersten Reihe, welchen die vier Tentakel der zweiten Reihe folgen. Es bildet sich später noch eine dritte Reihe kürzerer Tentakel und ein Tentakelstummel der vierten Reihe. Bei den am weitesten entwickelten Hydranten fand ich somit dreizehn Tentakeln in alternirenden Reihen geordnet (Taf. I, Fig. 39). Der Körper des Hydranten ist spindelförmig verlängert und erscheint etwas breiter als der kurze, mit Periderm überzogene Hydrocaulus. Durch diese Eigenthümlichkeiten, sowie durch sämmtliche übrigen Merkmale nähert sich der Oceaniapolyp am meisten der Gattung Clava selbst, so dass die Zugehörigkeit des ersteren in die Familie der Clavidae viel gesicherter als für den Tiarapolypen erscheint. Während die Oceanialarve und die früheren, aus der Verwandlung derselben entstandenen Stadien durch undurchsichtiges, schwarzgraues (beim durchfallenden Lichte) Aussehen auffallen, erscheinen die fertigen Oceaniapolypen durchsichtig, was zum grossen Theil durch den Saftreichthum der Entodermzellen der Tentakeln sowohl als des Körpers bedingt wird.

Wie bereits von Claus[1]) bemerkt worden ist, unterscheiden sich die Tublariidenpolypen (Athecata Hincks) bei weitem nicht so scharf von Campanulariiden (Thecaphora Hincks), wie es oft angenommen wird. Er bezieht sich dabei auf die von ihm aufgestellte Gattung Campanopsis, in welcher

---

[1]) Beiträge z. Kenntniss d. Geryonopsiden- und Eucopidenentwicklung. Arbeiten aus dem zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. IV, 1882, p. 91.

er die Polypengeneration von *Octorchis Gegenbauri* Häck. annimmt. Claus untersuchte medusenbildende Polypencolonien, welche sich in einem Aquarium entwickelten, wo früher Octorchis nebst einigen anderen Medusen lebte. So wahrscheinlich die Zusammengehörigkeit der beiden Formen (Campanopsis und Octorchis) von dem genannten Forscher auch gemacht worden ist, so konnte er doch den directen, durch Züchtung aus Octorchiseiern hergeleiteten Beweis nicht liefern. Es wird daher nicht unwillkommen sein, wenn ich hier die Bestätigung der angeführten Schlussfolgerung beibringen werde. Der Octorchispolyp, wie ich ihn am achten Tage nach dem Eierlegen auffand (Taf. III, Fig. 19), erscheint in jeder Beziehung als ein echter Campanopsis. Der verlängerte Polypenleib geht unmittelbar ohne scharfe Grenze in die Anlage der Hydrorhiza über, welche mit einem sehr dünnen cuticularen Periderm überzogen ist; eine Hydrotheca fehlt, wie bei der von Claus beschriebenen erwachsenen Form. Der abgerundet hügelförmige Rüssel ist von einem Tentakelkranze umgeben, in welchem ich zwölf feine, durch Nesselkapseln wie geringelt aussehende Tentakeln zählte. Die Basaltheile der letzteren waren durch eine feine Ectodermmembran verbunden. Das Ectoderm überzog in einer dünnen Schicht den gesammten Polypenkörper und war überall gleichmässig ausgebildet, während das Entoderm des Hydranten viel dicker als im Innern der Hydrorhiza erschien, womit entsprechend auch die Gastrovascularhöhle gebildet war. Die Octorochispolypen erwiesen sich als überaus zarte Wesen und lebten nur einige Tage in meinen Versuchsgläsern, ohne einen weiteren Ausbildungsgrad erreicht zu haben. Bis auf die Grösse und Tentakelzahl entsprechen sie den von Claus beschriebenen Campanopsis, deren Jugendform sie eben repräsentiren. Auf der anderen Seite zeigen sie eine sehr grosse Aehnlichkeit mit Aequoraeapolypen, welche ich im Jahre 1870 in Villafranca aus Eiern gezogen habe.[1]) Der einzige bemerkenswerthe Unterschied besteht in der stärkeren Ausbildung des Periderms, welcher sich zu einer Art Hydrotheca erweitert. Auch der von Wright beobachtete Polypenzustand von *Zygodactyla vitrina*[2]) scheint zu Campanopsis zu gehören, nur kann man sich nach seinen Angaben keine genauere Vorstellung über das Periderm bilden. Wenn es sich

[1]) Derselbe ist von Prof. Claus in seinen Untersuchungen üb. d. Organ. u. Entw. d. Medusen 1883, p. 86, Fig. 138, 139 beschrieben.

[2]) Quarterly Journal of microscop. Science. III. (N. S.) p. 45, Taf. IV, Fig. 1—6.

erweist, dass anscheinend so enfernte Formen, wie Octorchis und Aequoraea, sehr ähnliche Polypenzustände besitzen, so ist es nicht wunderbar, dass analoge Hydranten auch bei Tima vorkommen. Der von Al. Agassiz[1]) beschriebene Hydropolyp von *Tima formosa Ag.* erscheint mit Campanopsis sehr nahe verwandt und unterscheidet sich vorzugsweise durch eine schwach entwickelte, nur die Basis des Polypenleibes umfassende Hydrotheca, wodurch er eine grössere Aehnlichkeit mit Aequoraea als mit Octorchis documentirt. Die von mir in Jahre 1870 aus Eiern gezogenen Polypen von *Tima pellucida* (*Eirene pellucida* Häck.) hatten mit entsprechenden Stadien von Aequoraea die grösste Aehnlichkeit, welche sich sowohl in der Form des Hydranten, als in der Ausbildung einer Basalmembran der Tentakeln und in der schwachen Erweiterung des cuticularen Periderm um die Basis des Polypenleibes offenbarte. Als einzigen namhaften Unterschied muss ich hervorheben, dass die Timalarve sich zunächst in Hydrorhiza verwandelte, von welcher erst in zweiter Instanz der Hydrant hervorknospte.

Meine Beobachtungen bestätigen somit den früher von mir und meiner verstorbenen Frau aufgestellten Satz über die nahe Verwandtschaft zwischen Geryonopsiden und Aequoriden. „Es muss überhaupt bemerkt werden — sagten wir[2]) — dass zwischen Repräsentanten der Familien der Aequoridae und Geryonopsidae engste Beziehungen bestehen, welche sich unter Anderem auch in der ähnlichen Form der bezüglichen Hydropolypen offenbarten.“ Wir betonten ebenfalls die beiden vorkommenden Excretionspapillen. In der neueren Zeit hat sich Claus[3]) für die nahe Verwandtschaft beider Familien ausgesprochen. Ich muss hier jedoch ausdrücklich hervorheben, dass, wenn ich von Aequoriden spreche, so meine ich dabei Aequoraea und ihr verwandte Formen, keineswegs aber die gesammte Familie, zumal im Sinne, welche der letzteren von Häckel in seinem System gegeben wird. Nach diesem Autor,[4]) besteht der einzige differentiale Unterschied der Familie Aequoridae in der grösseren Anzahl der Radialcanäle, also in einem Merkmale, welches so oft und dabei ganz unabhängig bei verschiedenen Medusen entstanden ist. Wenn es nicht möglich ist, die Meli-

---

[1]) North american Acalephae. Cambridge 1865, p. 115, Fig. 172.

[2]) Elias u. Ludmilla Metschnikoff. Beiträge z. Kenntniss d. Siphonophoren und Medusen (russisch), in Mittheil. d. Gesellsch. d. Liebhaber d. Naturlehre, Anthropologie u. Ethnographie in Moskau 1871, p. 60.

[3]) Untersuch. üb. Organ. u. Entw. d. Medusen. p. 87.

[4]) Das System der Medusen. 1879, p. 207.

certiden und Ochistomiden als besondere Familien von Thaumantiden zu trennen oder Liriope und Geryonia in zwei verschiedenen Familien unterzubringen, so ist es ebensowenig natürlich, die Anzahl der Radialcanäle zum Princip der Familieneintheilung bei vesiculaten Campanulariiden zu erheben, zumal diese Medusen sich durch eine ausserordentliche Mannigfaltigkeit auszeichnen. So glaube ich, dass bei näherer Untersuchung der sogenannten Aequoriden, wobei die Hydropolypengeneration ganz besonders berücksichtigt werden muss, diese Familie nicht mehr als ein Ganzes aufrecht erhalten wird, sondern dass die meisten Repräsentanten derselben mit Geryonopsiden vereinigt, während andere den Thaumantiden und einigen Eucopiden beigezählt werden. Das letztere Schicksal muss unbedingt *Halopsis ocellata* Al. Agas. erfahren, welche sich sogar durch Radialcanäle von Aequoraea und ihren Verwandten unterscheidet, denn die erstere besitzt vier Büschel von Radialcanälen, die letzteren dagegen eine Anzahl getrennt vom Magen entspringender Gefässe. In anderen Beziehungen ist die Aehnlichkeit von *Halopsis ocellata* mit einigen, nur vier Radialcanäle aufweisenden Medusen so gross, dass Al. Agassiz eine solche *(H. cruciata)* derselben Gattung beizählte. Es ist namentlich die Aehnlichkeit im Bau der sehr eigenthümlichen Randkörper, welche für *Halopsis ocellata, H. cruciata* Al. Ag. (*Phialis cruciata* Häck.), *Tiaropsis* und *Mitrocoma Annae* Häck. auffallend charakteristisch ist. Wahrscheinlich werden bei näherer Erkenntniss auch die Gattungen *Zygocanna* und *Zygocannota* Häckel's aus der künstlichen Aequoridenfamilie entfernt werden. Die Zerstücklung der letzteren ist eigentlich schon von Häckel selbst begonnen worden, da er seine ursprünglich zu Aequoriden gestellte Gattung *Orchistoma* den Thaumantiden beizählte. Dieses Beispiel zeigt uns schon zu Genüge, wie verschiedenartig die Medusen mit vermehrter Anzahl der Radialcanäle sein können und welch buntes Gemisch uns eine, auf solche Merkmale begründete Familie repräsentiren muss.

Wenn wir der grossen systematischen Bedeutung der Polypengeneration Rechenschaft geben wollen, so können wir die Geryonopsiden und Aequoriden (eigentlich die Polycannyden Häckel's) als Campanopsiden in eine Familie vereinigen. Durch denselben Gesichtspunkt geleitet, können wir Mitrocoma, Laodice und sehr wahrscheinlich auch Halopsis und die Thaumantiden überhaupt der Familie der Lafoëidae Hincks' beirechnen.

Bei *Mitrocoma Annae* setzten sich die aus einer oder mehreren Blastulae hervorgegangenen Larven ihrer Länge nach fest (mit

oben hervorgehobenen Ausnahmen), worauf sie ihre Geisselhaare verlieren und ein dünnes Periderm ausscheiden. Es bildet sich zunächst eine Hydrorhiza-Anlage, welche sich mehr oder weniger verzweigt und an ihren Enden in die Hydrantenknospen übergeht (Taf. IV, Fig. 14); während an der Hydrorhiza das Periderm weit vom Ectoderm absteht (wobei von letzterem besondere Fortsätze abgehen), haftet dasselbe an der Anlage des Hydrantenkopfes fest an das Ectoderm an. In dieser Anlage fällt das verdickte Entoderm mit seinen pflanzenzellenähnlichen Elementen stark auf; das Ectoderm aber behält seine ursprüngliche Dicke. Es wachsen dann am Vorderende der Hydrantenanlage mehrere Tentakelknospen, wobei sich das Periderm auch an dieser Stelle erhebt; so erscheint der ganze Hydrant vom Anfang an von einer zarten Cuticula bedeckt, welche nunmehr eine vollkommene und dabei sehr charakteristische Hydrotheca repräsentirt. Die letztere erscheint in Form einer verlängert cylindrischen oder cylindrisch-conischen Röhre, welche gerade oder mehr oder weniger gebogen verläuft und unmittelbar an der Hydrorhiza ohne Stengelbildung beginnt. Das obere Ende der Röhre wird durch einen zusammenlegbaren conischen Deckelapparat geschützt, welcher auch beim Zurückziehen des Polypen nach Aussen hervorragt (Taf. IV, Fig. 15, 16). Zwanzig Tage nach dem Eierlegen der Mitrocoma erscheint das Hydrosoma in Form einer Colonie mit kriechender, verzweigter Hydrorhiza, auf welcher in verschiedener Entfernung die ganz sessilen, durch die beschriebene Hydrotheca geschützten Hydranten, respective deren Knospen aufsitzen (Taf. IV, Fig. 16). Um den verbreiteten Rüssel befestigt sich der Kranz feiner, mit Nesselkapseln reichlich besetzter Tentakeln, deren Anzahl gewöhnlich keine grosse ist. Durch sämmtliche Merkmale erweist sich die Polypengeneration von *Mitrocoma Annae* als zur Gattung Cuspidella Hincks [1]) gehörend. Den einzigen Unterschied finde ich nur in der Form des Rüssels, welcher von Hincks für Cuspidella als conisch bezeichnet wird, während er bei dem Mitrocomapolypen mehr abgeflacht, abgerundet erscheint. Da dieser Körpertheil aber sehr beweglich ist, so verliert der angegebene Unterschied seine Bedeutung gegenüber den übereinstimmenden anderen Merkmalen. Die Fortpflanzung von Cuspidella ist bisher unbekannt geblieben; es wird sich wohl herausstellen, dass sie durch Medusenknospung bewerkstelligt

[1]) British Hydroid Zoophytes. London 1868. Bd. I, p. 209; Bd. II, Taf. 39, Fig. 4; Taf. 40, Fig. 4, 5.

wird. Von den drei beschriebenen Cuspidella-Arten nähert sich der Mitrocomapolyp am meisten der *C. grandis* Hincks.

Eine auffallende Aehnlichkeit mit den Mitrocomapolypen sowohl wie mit Cuspidella-Arten überhaupt weist die von mir aus Eiern von *Laodice cruciata* erzogene Hydrosoma auf. Vierzehn Tage nach dem Eierlegen entwickeln sich am Boden und an den Wänden der Versuchsgläser kleine Colonien mit kriechender, wenig verzweigter Hydrorhiza, von welcher sich ganz sessile Hydranten emporheben (Taf. V, Fig. 1). Die letzteren erscheinen in Form dünner, verlängerter Polypen mit zehn feinen Tentakeln, welche in gleicher Ebene aufsitzen, selbst aber ungleich lang und so geordnet sind, dass ein längeres Tentakel mit einem kürzeren alternirt. Der stark bewegliche Rüssel ist im offenen Zustande schalenförmig breit, im geschlossenen dagegen abgerundet conisch. Im Hydrantenkörper fallen besonders die grossen, saftreichen Entodermzellen auf, während an Tentakeln die spindelförmigen Nesselkapseln hervorragen. Der scheue Hydrant kann sich gänzlich in die sessile cylindrische oder subcylindrische, gerade oder leicht gebogene Hydrotheca zurückziehen, wobei die Oeffnung durch einen conischen Deckel geschützt wird; während der letztere beim Hervortreten des Polypen nach Aussen gezogen wird, stülpt er sich nach dem Zurückziehen des Thierchens in's Innere der Hydrotheca ein, ähnlich wie es auch Hincks für *Cuspidella humilis* und *costata* angibt. Die Individuen einer Colonie des Laodicepolypen zeichneten sich durch auffallende Grössenunterschiede aus, wie es die Fig. 1 (Taf. V) versinnlicht. Obwohl ich solche Hydrosomen mehrere Wochen lang am Leben erhalten konnte, war ich doch ebensowenig wie bei Mitrocoma im Stande, die Medusengemmation aufzufinden.

Der Vergleich der Polypengeneration von Mitrocoma und Laodice überzeugt uns, dass beide in nahen Beziehungen zu einander stehen und sich wie zwei Arten einer Gattung (Cuspidella) verhalten. Der von Al. Agassiz [1]) beschriebene Polyp von *Laodice* (Lafoea) *calcarata* Al. Ag. erweist sich ebenfalls als eine verwandte Form, nur lässt es sich zur Zeit schwer entscheiden, ob dieselbe wirklich in die eines Deckels entbehrende Gattung Lafoea oder wiederum in die Gattung Cuspidella untergebracht werden muss. Der ganze Habitus der Colonie erinnert sehr an *Cuspidella humilis;* über die Beschaffenheit der Einzelpolypen lässt sich aber bei der kleinen Ver-

[1]) North-american Acalephae, p. 122—125, Fig. 190.

grösserung, unter welcher die Abbildung von Al. Agassiz entworfen wurde, kein entscheidendes Urtheil aussprechen. Die ebenfalls von Al. Agassiz (a. a. O. p. 134, Fig. 214) beschriebene Polypenform von *Melicertium campanula* Esch. ist jedenfalls von Cuspidella und auch von Lafoea sehr verschieden; ob sie aber nicht in die Nähe der Gattung Calycella, deren Hydranten sich durch gestielte Hydrotheken auszeichnen, gestellt werden muss, werden künftige Untersuchungen entscheiden. Das Hydrosoma von *Thaumantias inconspicua* gleicht, nach S. Wright,[1]) der *Campanularia raridentata* Ald., welche ihrerseits sehr an Calycella erinnert.

Wir können somit als Resultat verzeichnen, dass zur Familie der Lafoeidae nicht nur Laodiceïden oder Thaumantiden, sondern auch Mitrocoma gestellt werden müssen, woraus die andere Schlussfolgerung, dass die Lafoeidenmedusen sehr verschiedenartig sind, gezogen werden muss. Während Laodice zu sogenannten Ocellaten gehört, ist Mitrocoma eine echte sogenannte Vesiculate, welche sich gerade durch sehr eigenthümliche Randkörper auszeichnet. Diese anscheinend so bedeutende Verschiedenheit der beiden Medusenformen wird durch die Gattung Tiaropsis verringert, welche neben Pigmentaugen von Laodice noch offene Randkörper mit vielen Concretionen, wie bei Mitrocoma, besitzt. Wenn wir Tiaropsis als eine ursprünglichere Lafoeidenmeduse annehmen, dann lassen sich die Thaumantiden, sowie die Medusen mit offenen Randkörpern (Mitrocoma, wahrscheinlich auch *Halopsis ocellata* und *cruciata*) als zwei divergirende Zweige derselben Familie (oder Gruppe) betrachten.[2]) Es stellt sich somit heraus, dass die äusserst auffallende äusserliche Aehnlichkeit von Laodice, Mitrocoma und Tiaropsis keine zufällige Erscheinung ist, sondern auf systematischer Verwandtschaft beruht.

Wenn die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung uns gezwungen hat, die Geryonopsidae aus der Familie der Eucopidae im Sinne Häckel's zu entfernen, so hat sie ebenfalls zum Ausschliessen aus dieser Familie der Gattung Mitrocoma und deren Verwandten (Tiaropsis, Phialis oder Halopsis) geführt. Als echte Eucopiden müssen demnach nur solche Formen betrachtet werden, welche in die Familie Campanulariidae im Sinne von Hincks gehören. Zu solchen sind vor Allem Obelia und

---

[1]) On the reproduction of Thaum. inconspicua, Quartely Journ. of Microsc. Science N. S. Bd. II, 1862, p. 221.

[2]) M. vergl. meine Medusologische Mittheilungen, in Arbeiten aus dem zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. VI, 1886, p. 239.

Clytia beizurechnen. Wie L. und Al. Agassiz[1]) bereits seit mehr als zwanzig Jahren gezeigt haben, sind mehrere Eucopearten von Gegenbaur als junge Clytiamedusen zu betrachten; auch Hincks hat sich dieser Ansicht angeschlossen. In späteren Jahren hat aber Häckel[2]) die Behauptung aufgestellt, dass eine dieser Eucopearten *(E. thaumanthoides)* die Jugendform von Phialidium ist und von *Campanulina tenuis* V. Ben. aufgeammt wird. Die von Clytia erzeugten Medusen erhebt Häckel zu einer neuen Gattung Eucopium. Gegen diese Annahme hat sich neuerdings Claus[3]) ausgesprochen, welchem es überaus wahrscheinlich geworden ist, dass Phialidium von Clytia und nicht von Campanulina abstammt, sowie ferner, dass Eucopium keine selbständige Form, sondern nur eine Varietät von Phialidium ist.

Meine eigenen, an *Clytia flavidulum* und *viridicans* angestellten Beobachtungen haben gezeigt, dass Phialidium in der That nichts mit Campanulina zu thun haben, sondern von echten Clytien aufgeammt werden, weshalb auch der Gattungsname Phialidium in denjenigen von Clytia umgetauft werden konnte. Bei beiden Arten verwandelt sich die freischwimmende Larve in eine rundliche Platte, von welcher in zweiter Instanz sowohl die Hydrorhiza-Aeste als gestielte Hydranten aufknospen (Taf. II, Fig. 8, 9). Die scheibenförmige Anlage differenzirt sich unterdessen zu einem segmentirten Körper, welcher anfangs sehr regelmässig und medusenähnlich erscheint, später aber unregelmässig verzweigte Wurzelzweige liefert. Einmal beobachtete ich, dass drei Larven von *C. flavidulum* sich dicht nebeneinander festsetzten und sich in ebensoviel Scheiben verwandelten; die Weiterentwicklung zeigten indessen nur zwei Individuen, während das dritte keine Knospen erzeugte, sondern sich schliesslich mit den Scheibenästen eines der ersteren vereinigte (Taf. II, Fig. 8).

Der Polypenzustand bei *C. flavidulum* und *viridicans* ist überhaupt sehr ähnlich, nur sind die Hydranten der letzteren überhaupt viel kleiner und graciler, als bei der erstgenannten Species. Die Hydrotheca erscheint anfangs ganzrandig, bekommt aber später breite rundliche Ausbuchtungen, die ich übrigens nur bei *C. flavidulum* beobachtet habe. Bei dieser Species konnte ich mehrmals die Bildung der medusoiden sogenannten Planoblasten verfolgen, welche an der Basis der Hydrorhiza stattfand (Fig. 9); der eingeschnürt conische Planoblast erschien von einer

[1]) Contributions to the Nat. Hist. of the Unit. St. IV, p. 306, North Americ. Acalephae, p. 78.

[2]) System der Medusen, p. 168, 186, 187.

[3]) Unters. üb. Organ. u. Entw. d. Medus. p. 87.

glatten feinen Cuticularmembran überzogen, welche ausser einer einzigen Einbuchtung keine ringförmigen Bildungen, wie sie für Clytia charakteristisch sind, besass. Ich glaube übrigens, dass solche Ringe erst auf einem viel späteren Stadium auftreten, so dass ihr Mangel keineswegs als definitiv zu betrachten ist. Am Spadix beobachtete ich die Bildung von Medusengemmen, welche bei meinen Thieren äusserst spärlich waren, was wohl durch die ungünstigen Lebensbedingungen zu erklären ist. Oftmals erschien der Planoblast erst nach vorheriger Atrophie des Hydranten und erzeugte dann nur eine einzige Meduse. Solche Erscheinung fand gewöhnlich in der Nähe des Wasserspiegels statt, zur Zeit als das Wasser merklich verdunstete, was wohl die Polypen in ungünstige Bedingungen versetzte; es erinnerte dies an die Ablösung der Vorticellen von ihren Stielen (unter Ausbildung des hinteren Wimperapparates), welche so oft unter Eintretung ungünstiger Lebensfactoren beobachtet wird.

Die Beschreibung der jungen, eben ausgeschlüpften Meduse von *C. flavidulum* habe ich bereits in medusologischen Mittheilungen gegeben (Taf. I, Fig. 15), so dass ich einfach darauf verweisen kann.

Die Planulalarven der von mir untersuchten Hydropolypen (Eudendrium, Campanularia, Plumularia, Sertularia) reihen sich sämmtlich an den zweiten oben aufgestellten Typus an. Sie sind contractionsfähig und enthalten fadenförmige Ausläufer der Ectodermzellen; sie verwandeln sich auch in abgeplattete Scheiben, welche sich zu Hydrorhiza umbilden und vom Centrum aus die erste Hydrantenknospe liefern.

Die Planulalarve von *Nausithoë marginata* hat überhaupt eine grosse Aehnlichkeit mit späteren Planulazuständen mancher Hydromedusen, obwohl sie keine für die letzteren charakteristische Zungenform annimmt. Die ovale Larve (Taf. X, Fig. 19) bewegt sich vermittelst langer Geisseln der Ectodermzellen (Fig. 20) und erscheint vollkommen mundlos. Der Blastopor verwächst vollständig, ebenso wie bei der Larve von *Aurelia aurita*. Das dicke Ectoderm lässt deutlich zwei Lagen unterscheiden: ein feinkörniges Ectoplasma und ein grobkörniges, gelb gefärbtes Endoplasma; im ersteren sind die am hinteren Körperende concentrirten Nesselkapseln enthalten, während die Kerne sich an der Grenze beider Lagen befinden. Bei Untersuchung zerklopfter Larven findet man zwischen gewöhnlichen Ectodermzellen noch eine kleinere Form, welche sich durch äusserst dünne, fadenförmige, verästelte und zum Theil varicöse Ausläufer auszeichnet (Fig. 20, *C, D*). Die bezeichneten Merkmale

sprechen sämmtlich zu Gunsten der Vermuthung, dass es sich um nervöse Apparate handelt. Die Entodermzellen haften an einander so fest, so dass sie sich nicht gut isoliren lassen; sie liegen dazumal so dicht beisammen, dass sie die Gastrovascularhöhle nicht mehr erkennen lassen.

Der überaus grösste Theil solcher Nausithoëlarven geht nach einem langen Verweilen in Versuchsgläsern zu Grunde. Fol[1]) bemerkt darüber Folgendes: „Die Larven der Nausithoë schwimmen wochenlang umher, ohne andere Veränderungen zu erleiden, als die Bildungen von Nesselzellen in ihrem Ectoderm. Hierauf gingen mir stets alle zu Grunde.“ Bei Unkenntniss der Entwicklung von Nausithoë musste ich natürlich meine Larven möglichst schonen und Alles versuchen, um sie zur Verwandlung zu zwingen, was mir auch in sehr seltenen Fällen gelungen ist.

Die Planula von Nausithoë verwandelt sich in eine zarte rundliche Platte mit wellenförmigen Contouren (Taf. X, Fig. 21). Die Geisselhaare verschwinden bald, wofür an der äusseren Oberfläche des Ectoderms eine feinste Cuticularschicht abgesondert wird; die beiden Körperschichten sind deutlich contourirt, und auch die Entodermhöhle ist gut zu sehen, dafür aber lassen sich die zelligen Elemente auf ersten Verwandlungsstadien nicht von einander trennen. Bei weiterer Entwicklung erweitert sich die scheibenförmige Platte auf ihrer Unterlage, und es entsteht aus der Mitte der ersteren ein schornsteinförmiger Auswuchs, welcher von einem cylindrischen Periderm umgeben wird (Taf. X, Fig. 22). Am spätesten von mir beobachteten Stadium, welches ich, um das Thier nicht zu beschädigen, nur kurze Zeit beobachtete und nicht abgezeichnet hatte, konnte ich unterhalb der Mündung des Cylinders vier kurze und feine, kreuzförmig geordnete Tentakeln wahrnehmen. Das Thierchen lag zurückgezogen in der Chitinröhre und wollte nicht herauskommen; nach einem längeren Verweilen in einem Versuchsglase ging es zu Grunde, ohne sich weiter verändert zu haben.

So dürftig die von mir über die Verwandlung von Nausithoë gesammelten Thatsachen auch sind, so reichen sie doch hin, um festzustellen, dass diese acraspede Meduse einem Generationswechsel unterworfen ist. Die junge Scyphistoma zeichnet sich aus durch die Ausscheidung eines Cuticularmantels, in welchen das scheue Thier sich zurückziehen kann. Durch diese charakteristische Eigenthümlichkeit nähert sich dieselbe am meisten

---

[1]) Die erste Entwicklung d. Geryonideneies, Jen. Zeitschr. VII, p. 488, Anmerk. 2.

an das eigenthümliche Wesen, welches von Allman[1]) als *Stephanoscyphus mirabilis,* von F. E. Schulze[2]) als *Spongicola fistularis* beschrieben wurde. Wie der letztgenannte Forscher bemerkte, stimmt diese eigenthümliche Thierform durchaus mit echtem Scyphistoma, wofür er sie deshalb auch halten möchte, überein. Aus einer kurzen Notiz Kowalevsky's[3]) scheint hervorzugehen, dass er auch die Strobilisirung der „*Spongicola*" gesehen hat, denn er sagt: „Bald nachdem ich die betreffenden Thiere in Meerwasser versetzte, fingen die vorderen Enden der Scyphistoma an sich abzutrennen in Gestalt gewöhnlicher Strobilae." (Wohl: Ephyrae.) „Dies zeigte mir sofort, dass ich mit einer im Schwammkörper parasitirenden Scyphistomacolonie zu thun habe." Der Umstand, dass weder Allman, noch Schulze Geschlechtsorgane bei den von ihnen untersuchten Thieren fanden, sowohl wie die Thatsache, dass Stephanoscyphus im Mittelmeergebiete, wo auch Nausithoë vorkommt, gefunden worden ist, stimmen mit meiner Annahme, dass diese Scyphistomaform in den Entwicklungskreis der eben genannten Meduse gehört, durchaus überein.

---

[1]) Annals and magazine of Nat.-hist. IV. Ser., Vol. XIX, 1874, p. 237.

[2]) Spongicola fistularis, Archiv für microsk. Anatomie, Bd. XIII, 1877, p. 795, Taf. XLV—XLVII.

[3]) S. seine russische Abhandlung über die Entwicklung d. Coelenteraten, a. a. O. p. 7.



FÜNFTES CAPITEL.

Larven der hypogenetischen Medusen.

Geryoniden. — Aglauralarven und deren Verwandlung in sog. *Trachynema ciliatum* Geg. — Bemerkungen über die Larven von *Pelagia noctiluca*.

Während bei Acraspeden sehr nahe verwandte Formen, wie z. B. *Chrysaora* und *Pelagia*, sich durch einen ganz verschiedenen Entwicklungsmodus auszeichnen können, zeigen uns die Craspedoten, soweit die bisherigen Kenntnisse reichen, eine viel stärkere Congruenz der Entwicklungsweise mit der systematischen Stellung. So ist die Hypogenesis nur auf Trachomedusen und Aeginiden (im weiteren Sinne) beschränkt, bei welchen dafür kein einziges Beispiel vom Generationswechsel bekannt geworden ist. Die Annahme Häckel's, [1]) dass bei diesen Medusen (seinen Trachylinae) in seltenen Fällen auch Metagenesis vorkommt, wird durch keine Thatsache gestützt), denn die Vierzahl der Randbläschen bei der jungen Meduse von *Lovenella clausa* Hincks kann keineswegs als Beweis für die Zugehörigkeit zu Trachylinen angenommen werden, zumal die übrigen Merkmale durchaus mit Campanulariden übereinstimmen. [2]) Ebensowenig kann man Häckel folgen, wenn er [3]) bestimmt behauptet, dass die Cannotide *Dipleurosoma* = *Ametrangia hemisphcrica* Allm. sich direct, ohne Generationswechsel, entwickelt, denn aus den Angaben Allman's, [4]) auf welche sich Häckel beruft, geht nur soviel hervor, dass die genannte Meduse lebendig gebärend ist und dass deren Planulae sich durch fast sphärische Körperform und den Mangel an Wimpern von

[1]) Monographie der Medusen. Th. II, 1881, p. 130.

[2]) Annals and Magazine of Natural history. N. XLIII, 1871, p. 79, Taf. V, Fig. 2.

[3]) A. a. O. p. 131.

[4]) Nature, Bd. IX, 1874, p. 74.

den gewöhnlichen Hydroidenlarven auszeichnet. Einstweilen also muss die Annahme, dass Tubulariden- und Campanularidenmedusen (Leptolinae Häck.) sich ausschliesslich metagenetisch, die Trachomedusen und Aeginiden (Trachylinae Häck.) sich dagegen nur hypogenetisch entwickeln (abgesehen von der Knospung parasitischer Cuninen), noch aufrecht erhalten werden, obwohl es *a priori* wahrscheinlich ist, dass Ausnahmen von dieser Regel vorkommen müssten.

Zur Darstellung meiner Beobachtungen über die directe Entwicklung der Medusen übergehend, will ich mit Geryoniden anfangen, die ich im Stadium der vollzogenen Entodermbildung im dritten Capitel verlassen habe. Die Anfangs unregelmässig geordneten Entodermzellen, welche die Furchungshöhle vollständig ausfüllen oder einen Theil davon durchschimmern lassen, lagern sich zu einer blasenförmigen Epithelschicht zusammen, die noch fest an das Ectoderm anhaftet (Taf. V, Fig. 18). Bald jedoch beginnt die Ausscheidung der Gallerte zwischen beiden Blättern, weshalb die letzteren sich gleichmässig von einander trennen; die Entodermzellen senden dabei von ihrer äusseren Oberfläche Protoplasma-Ausläufer ab, welche, die Gallertmasse durchbrechend, bis an die innere Grenze der Ectodermschicht reichen (Taf. V, Fig. 19). Bei Anwendung von Reagentien (z. B. Essigsäure) ziehen sich die Fortsätze sofort zurück, und die beiden Blätter erweisen sich als definitiv getrennt (Fig. 20). Diese Erscheinung, in Verbindung mit Ermittelungen an früheren Stadien, erlaubt uns nicht, die Protoplasmafortsätze als letzte Ueberreste der ursprünglichen Delamination aufzufassen, wie Fol thut. Die ursprünglich ganz gleichartige Diblastula erfährt am dritten Tage nach dem Eierlegen (bei Liriope) charakteristische Veränderungen, welche die Unterscheidung von oben und unten erlauben. Es bildet sich am Ectoderm eine Stelle, auf welcher die Zelltheilung viel energischer erfolgt, so dass wir eine Ectodermplatte aus kleineren und dichter beisammen liegenden Elementen erhalten (Fig. 21); in der Nähe dieser Platte wird die Gallertabsonderung merklich geringer als am gegenüberliegenden Theile des Embryo, welcher nunmehr als der obere bezeichnet werden darf. Mit der weiteren Entwicklung wird der Gegensatz noch bedeutender, als die Ectodermblase, durch starke Gallertausscheidung von oben gedrängt, mit der nunmehr aus Cylinderzellen bestehenden Ectodermplatte in Berührung kommt (Fig. 22) und als auch der untere Entodermabschnitt durch geringeres Volumen und durch mehr cylindrische Gestalt der Zellen ausgezeichnet wird.

Am sechsten Tage nach dem Eierlegen weist die Ectodermplatte (bei Liriope) eine bedeutungsvolle Veränderung auf, welche darin besteht, dass ihr centraler Theil sich abplattet, während dagegen der peripherische merklich dicker erscheint (Taf. V, Fig. 23); es differenzirt sich somit ein Ectodermring, welcher sich ganz scharf von platten Ectodermzellen der Peripherie absetzt und auch deutlich von der centralen kleinzelligen Scheibe abgegrenzt wird. Die letztere scheidet sich bald noch schärfer ab, so dass wir, bei Betrachtung der Liriopelarve von unten, an der Ectodermscheibe zweierlei Contouren bemerken: den äusseren und den inneren, welche beide den Ectodermring begrenzen (Fig. 24). Um diese Zeit erscheinen im letzteren auch die ersten Nesselkapseln. Ein ganz entsprechendes Stadium habe ich auch bei *Geryonia proboscidalis* beobachtet (Taf. VI, Fig. 11, 12), nur dass es hier etwas später, erst am siebenten Entwicklungstage zum Vorschein kam. Bei dieser Species war nur der Unterschied zu bemerken, dass zur Zeit der Ringbildung das Entoderm nicht seine ursprüngliche Blasenform hatte wie bei Liriope, sondern bereits abgeplattet erschien (vgl. Taf. VI, Fig. 7).

An der Peripherie des Ectodermringes bilden sich die ersten Tentakeln in Form kleiner rundlicher Erhebungen, in deren Innern Entodermstränge eindringen, während die Grenze des Ringes gegen die Centralscheibe sich dabei rinnenartig vertieft (Taf. V, Fig. 25). Um diese Zeit plattet sich die Entodermblase auch bei Liriope ab, so dass das auf der Fig. 25 dargestellte Verhalten eine Ausnahme repräsentirt. Etwas später sondert sich der centrale schmälere Abschnitt von dem viel breiteren und dickeren peripherischen Theile des Ectodermringes ab, wobei wir im ersteren das Velum erkennen (Taf. VI, Fig. 1, *V*). Die Centralscheibe verdünnt sich noch mehr und bedeckt die untere, etwas hernienartig aus der Velaröffnung hervorragende Entodermlamelle; daraufhin erscheint die Mundöffnung, welche sich durch Auflösung beider Keimblätter in der Mitte der Centralscheibe bildet (Taf. VI, Fig. 2, 3). Die Mundränder ragen ebenfalls aus der Velaröffnung heraus und beginnen schon bald ihre Contractionen. Um dieselbe Zeit erweitert sich der peripherische Theil der Ectodermscheibe, d. h. der Randwulst, ziemlich bedeutend, wobei auch die Tentakeln an Länge zunehmen und ihre charakteristischen Geisseln erlangen. An den Tentakeln, sowohl wie am Randwulste erscheinen ziemlich viele Nesselkapseln, welche an den Tentakelknöpfen ganze Anhäufungen bilden. Am Entoderm des beschriebenen Larvenstadiums erscheinen

peripherische Auswüchse, welche als Anlage der Entodermlamelle anzusehen sind (Taf. VI. Fig. 2, *e*).

Die letzteren Bemerkungen bezogen sich nur auf *Liriope mucronata*, da ich die entsprechenden Stadien bei Geryonia in letzteren Jahren nicht erhalten konnte. Die mitgetheilten Angaben lassen sich indessen nicht schwer sowohl mit den Beobachtungen Fol's, als mit meinen eigenen früheren Ermittelungen an *Geryonia proboscidalis* in Einklang bringen. Wir beide sahen den Randwulst sich frühzeitig bilden, nur habe ich denselben nicht genug von der centralen Mundplatte unterschieden, was aber von Fol geschehen ist; auch konnten wir constatiren, dass die Mundöffnung ursprünglich an der Basis des Larvenkörpers ungefähr in gleicher Ebene mit Tentakeln liegt und sich erst nachträglich in die Tiefe, unter Bildung einer Subumbrallarhöhle, zurücktritt. Ob dieser Vorgang als eine Umstülpung oder ein Ueberwachsen des oralen Feldes zu bezeichnen ist, bleibt im Grunde genommen ziemlich gleichgiltig. Dagegen lassen sich meine neuen Beobachtungen ebensowenig mit den Angaben Häckel's[1]) vereinigen, als ich dies in Bezug auf meine früheren Befunde hervorheben musste. Diesmal lässt sich der Vergleich noch leichter durchführen, da Häckel die jüngeren Stadien der Metamorphose vorzugsweise bei *Liriope mucronata* beobachtete, also bei derselben Species, auf welche sich auch meine Angaben meistens beziehen. Das jüngste noch tentakellose Larvenstadium (a. a. O. Taf. III, Fig. 26—28) wird von Häckel mit einer umfangreichen offenen Schirmhöhle versehen, welche durch ein bereits contractiles Velum verschlossen werden kann; dadurch bestreitet er die von Fritz Müller[2]) gefundene Thatsache, dass die jüngeren Larvenformen seiner *Liriope catarinensis* einen geschlossenen Sack besitzen. Wie wir indessen gesehen haben, hat der letztgenannte Forscher vollkommen Recht, und die von ihm beschriebene, excentrisch gelegene, geschlossene Höhle ist eben der Entodermsack. Die gesammte Darstellung Häckel's, nach welcher die Schirmhöhle und das Velum durch Entoderm bekleidet werden sollen, sowie dass der Mund und der Gastrovascularapparat erst bei Liriopelarven mit acht Tentakeln zum Vorschein kommen, ist zu verwerfen. Die Schirmhöhle bildet sich, wie wir gesehen haben, noch nicht zur Zeit, als das Velum und die Mundöffnung bereits vorhanden sind, und der Entodermsack verwandelt sich

[1]) Die Familie der Rüsselquallen. Jena 1865, p. 60 ff., 105 ff., Taf. III u. IV.

[2]) Polypen u. Quallen von Santa Catharina, Arch. f. Naturg. 1859, p. 317, Taf. XI, Fig. 13.

ausschliesslich in das Gastrovascularsystem und hat natürlich mit der Schirmhöhle nichts zu thun.

Auch der Versuch R. Lankester's,[1]) die Angaben von Häckel aufrecht zu erhalten, muss ich als gescheitert betrachten. Der genannte englische Forscher wirft Fol und mir vor, dass wir kein den Fig. 29 und 30 von Häckel entsprechendes Stadium mit nur vier Tentakeln beobachteten, sondern nach tentakellosen Zuständen sofort auf ein Stadium mit sechs Tentakeln übergingen und glaubt deshalb, dass in unseren Untersuchungen eine empfindliche Lücke enthalten ist, welche durch Häckel ausgefüllt wurde. Das Missverständniss erklärt sich aber durch die Thatsache, dass die betreffenden Häckel'schen Figuren sich auf die vierstrahlige Liriope, während die Darstellungen Fol's und meine frühere sich ausschliesslich auf die sechsstrahlige Geryonia bezogen; da nun bei der letzteren die sechs ersten Tentakeln alle auf einmal entstehen, so kommt ein viertentakeliges Stadium bei ihr gar nicht vor. Jetzt, wo ich dieselbe Liriope, wie Häckel, und folglich auch Larven mit vier Tentakeln untersuchte, kann ich seine Angaben ebensowenig wie früher bestätigen. Uebrigens hat Häckel nicht behauptet, wie es R. Lankester glaubt, dass die jüngeren Liriopestadien eine geschlossene Schirmhöhle besitzen, und aus meinen neueren Untersuchungen geht entschieden hervor, dass eine solche Annahme, welche auf Analogie mit Limnocodium basirt worden ist, dem wirklichen Thatbestande nicht entspricht.

Die auffallende Hypogenesis von *Aglaura hemistoma* zeichnet sich durch manche Eigenthümlichkeiten von der directen Entwicklung der Geryoniden aus. Wir haben schon gesehen, dass sich das Entoderm bei der erstgenannten Meduse nicht durch Quertheilung von Blastodermzellen, also durch primäre Delamination, sondern durch die Differenzirung einer Morula in zwei Keimblätter bildet. Es entsteht eine eigenthümliche Larvenform, welche sich von Parenchymella insofern unterscheidet, als sich das Entoderm nicht mehr als ein unregelmässiger Zellenhaufen, sondern als eine einzige Reihe pflanzenähnlicher Elemente repräsentirt. Die mit zahlreichen Wimperhaaren versehene, freischwimmende Larve (Taf. VII, Fig. 15) erscheint oval verlängert und abgerundet cylindrisch; in spiralen Zügen bewegt sie sich stets mit dem als oberen Pol gezeichneten Ende nach vorne. Das Ectoderm besteht aus schuppenartigen, mehr ab-

[1]) On Young Stages of Limnocodium and Geryonia, Quarterly Journal of Microsc. Science, N. S., Bd. XXI, 1881, p. 194 ff.

geplatteten oder beinahe cubischen Zellen, deren äussere Fläche nicht je eine einzige grössere Geissel, wie bei den meisten Hydromedusenlarven trägt, sondern mit vielen feinen Wimperhaaren, wie etwa bei Turbellarien, besetzt ist. Von der Fläche betrachtet (Taf. VII, Fig. 18), zeigen die benachbarten Ectodermzellen bedeutende Grössenverschiedenheiten und weisen entsprechend grosse rundliche oder ovale, mit Kernkörperchen versehene Kerne auf. Das Ectoderm erscheint aus vierzehn grossen abgeplatteten Zellen zusammengesetzt, welche so aufeinander liegen, dass sie eine Art Säule darstellen. Im Allgemeinen bildet das Protoplasma der Entodermzellen ein grossmaschiges Netzwerk, in welchem die vollkommen durchsichtigen Dotterelemente eingeschlossen sind; eine grössere, oft sternartig aussehende Protoplasma-Anhäufung liegt um den Kern, welch letzterer kugelig oder oval ist und regelmässig einen Nucleolus enthält (Fig. 17). Die neunte Entodermzelle (von oben gerechnet) unterscheidet sich sowohl durch ihr allgemeines Aussehen (Fig. 15, 16, a) als auch durch eine viel grössere Dichtigkeit des Protoplasma, welches namentlich an beiden abgerundeten und etwas gegen das Ectoderm hervorragenden Seiten auffällt. Die zehnte bis fünfzehnte Zelle, welche zusammen das Entoderm des unteren Larvenendes darstellen, erscheinen bedeutend kleiner als die ersten acht Entodermelemente. In der bezeichneten Schärfe differenziren sich die verschiedenen Entodermtheile übrigens nicht sofort bei den ersten Larvenstadien, bei welchen das gesammte Entoderm überhaupt viel homogener erscheint (Fig. 19), sondern erst etwas später. Mit der weiteren Entwicklung verändert sich die äussere Larvenform insofern, als sie sich in der Gegend der neunten Entodermzelle etwas ausbuchtet, gegen die beiden Enden dagegen eher mehr abgespitzt erscheint (Fig. 16). Während die Entodermzellen mit ihren charakteristischen Eigenthümlichkeiten schon bei der lebenden Larve unterschieden werden können, erscheint das Ectoderm dabei als eine homogene Schicht, in welcher ziemlich frühe am vorderen Körperende einzelne Nesselkapseln auftreten, während am unteren Ende eine diffuse orangeröthliche Pigmentirung bemerkbar wird. Die Aglauralarven sind auf diesem Stadium so zart, dass sie unter Einwirkung der meisten Reagentien sich in einzelne Bestandtheile auflösen; um die Ectodermzellen zu isoliren braucht man deshalb nur einen Tropfen von Osmium-Essigsäure zuzusetzen. Wenn man dagegen die zelligen Elemente in ihrem Zusammenhange untersuchen will, so empfiehlt sich eine mittelstarke Chlornatriumlösung noch am besten.

Am Anfange des zweiten Entwicklungstages (etwa 26 Stunden nach dem Eierlegen) erscheinen die beiden seitlichen Hervorragungen noch deutlicher als früher, was mit dem Umstande zusammenhängt, dass die neunte Entodermzelle sich in zwei Tochterelemente abgeschnürt hat, welche sich an die Seiten verschoben haben (Taf. VII, Fig. 20). Theilungserscheinungen kommen dabei auch an benachbarten und namentlich an kleineren Entodermzellen des unteren Körperendes vor. Bei etwas weiter entwickelten Larven sehen wir die seitlichen Hervorragungen als zwei Tentakelanlagen, deren Axen durch die beiden Tochterelemente der neunten Entodermzelle repräsentirt werden (Taf. VII, Fig. 21). Zwischen den beiden Tentakeln befindet sich der mittlere unpaare Höcker, welcher die Anlage des Hypostoms darstellt und in seinem Innern eine allseitig geschlossene Entodermhöhle enthält; die Wandungen der letzteren, aus kleineren Entodermzellen hervorgegangen, stehen mit dem übrigen Entoderm im Zusammenhange. Derartig gebaute, rauchkerzenähnliche Larven schwimmen sehr geschwind umher, wie früher spirale Touren umschreibend. Diese charakteristische Form dauert übrigens nicht lange, da die Tentakeln bald an Grösse zunehmen und sich zugleich weiter differenziren (Fig. 22); im Ectoderm erscheinen Nesselkapseln, die sich vorzugsweise an den Spitzen concentriren; auch müssen zu derselben Zeit bereits Muskelfasern vorhanden sein, worauf wenigstens die nach beiden Seiten sich vollziehenden Bewegungen hinweisen. Die Entodermachsen bestehen schon aus ziemlich vielen, in eine Reihe geordneten Zellen und erlangen überhaupt das für viele Trachomedusen charakteristische Aussehen. Im Entoderm des Larvenkörpers behalten nur die zwei oder drei ersten Zellen ihre ursprüngliche Gestalt bei, während alle übrigen sich bereits getheilt haben, wobei eine allgemeine Gastralhöhle zum Vorschein gekommen ist, welche sich mit der früher gebildeten Entodermhöhle der Hypostomanlage verbindet. Die allgemeine Gestalt der Larve verändert sich insofern, als sie im Ganzen breiter und das obere Ende, stumpfer und abgerundeter erscheint. Bald bemerken wir die Anlagen von zwei neuen Tentakelpaaren, von denen das eine etwas grösser als das andere ist (Fig. 23); sie fallen durch ihre Entodermachsen auf, welche einstweilen nur aus wenigen Zellen bestehen, während der Ectodermüberzug in Form eines lappenförmigen breiten Randes hervortritt. Bei solchen Larven hat sich die Mundöffnung bereits ausgebrochen, und es ragen aus ihr lange Flimmerhaare, welche die ganze Innenfläche des Gastralentoderms überziehen.

hervor. Zwischen den neuentstandenen Tentakelanlagen kommt bald noch ein Paar, aus je zwei Entodermzellen bestehenden Achsenanlagen zum Vorschein, die nun die ersten zwei Randkörperchen repräsentiren; Anfangs ist die Entodermachse in den gemeinschaftlichen Ectodermüberzug der benachbarten Tentakelanlagen eingebettet, welcher sich jedoch bald in drei Theile für jedes Organ differenzirt (Fig. 24). Zu gleicher Zeit (das betreffende Stadium beobachtete ich 45 Stunden nach dem Eierlegen) sondert sich in der zweiten Zelle der Randkörperachse ein punktförmiger kleiner Kalkconcrement ab. Wir erhalten somit eine junge, mit Flimmerhaaren bedeckte Medusenlarve, welche ihre früheren Spiralbewegungen noch immer ausübt, ausserdem die Tentakeln ausbreitet und zusammenschliesst und auch Schluckbewegungen des Hypostoms ausführen kann. Unter der Verlängerung von drei Paar Tentakeln und der gleichzeitigen Weiterbildung von Randkörpern rundet sich die Körperform der Larve noch mehr ab, wobei auch der Entodermsack eine entsprechende Gestalt annimmt, was mit der Theilung der ersteren grossen Entodermzelle zusammenfällt (Taf. VII, Fig. 25). Es bilden sich Nesselkapseln an allen Tentakeln, am meisten natürlich an beiden ersteren, wo sie sich nicht mehr auf den Spitzen concentriren, sondern auch der Länge nach vorkommen; an diesen Tentakeln erscheinen auch die charakteristischen Wimperkämme, wie sie auch bei erwachsenen Aglauren vorkommen. Das letzte von mir aus Eiern gezogene fünftägige Larvenstadium, unterscheidet sich nur in geringer Beziehung von den vorhergehenden. Die Tentakeln verlängern sich ziemlich bedeutend (Fig. 26), wobei sie sich im Allgemeinen verjüngern und eine keulenartige Form annehmen; die Nesselkapseln vermehren und ordnen sich zu Gruppen, welche sich auf der äusseren Hälfte der Tentakeln concentriren; die Wimperreihen treten dabei schärfer als früher auf. Bei der Ansicht von der Mundfläche (Fig. 27) können wir deutlich die respective Lagerung der Körperanhänge beobachten und ausserdem einen ringförmigen Contur an der Glockenanlage unterscheiden, welcher wohl als die Grenze des künftigen Randwulstes aufzufassen ist. Obwohl die beschriebenen Aglauralarven noch mehrere Tage in Gläsern lebten, so verharrten sie doch in demselben Stadium; dann fingen die Tentakeln an sich abzustumpfen, und die Thiere gingen alle allmälig zu Grunde.

Um einige Vorstellung über die weiteren Verwandlungsstadien der Aglauralarven zu gewinnen, untersuchte ich zahlreiche Larven, welche im Mittelmeer (Sanremo, Villafranca,

Messina) und Triest häufig vorkommen und leicht im pelagischen Auftriebe zu erhalten sind. Ich fange mit einem Stadium an, welches sich an das letzte aus Eiern gezogene anknüpft (Fig. 28). Es handelt sich um eine Larve mit abgerundet abgeplattetem Körper, von welchem vier Paar Tentakeln herabhängen, deren verschiedene Länge das respectiv verschiedene Alter documentiren; ausserdem trägt die Larve noch zwei Randkörper, welche sich jedoch nicht zwischen den Tentakeln des zweiten und dritten Paares befinden, wie es nach Analogie mit früher beschriebenen Stadien sein sollte. Wahrscheinlich ist dieser Unterschied entweder durch das Wegfallen von zwei anderen Randkörpern oder durch die Abnutzung einiger Tentakeln zu erklären, weshalb man bei der Bestimmung ihres Alters irregeführt wird. Eine Verschiedenheit im Ort der Entstehung des ersten Randkörpers darf aus dem Grunde nicht angenommen werden, weil er bei sämmtlichen aus Eiern gezogenen Larven stets der gleiche war. Die Glockenanlage der gefischten jungen Meduse (Fig. 28) ist durch einen scharfen Contour abgesetzt, von welchem eine schmale, ringförmige Falte abgeht; auf der anderen Seite steht die Glocke mit dem lateralwärts abgeplatteten, zweilippigen Hypostom in Verbindung. Das Ectoderm des Larvenkörpers ist in seinem unteren Theile stark verdickt und mit mehrzähligen Anlagen von Nesselkapseln versehen. Das Entoderm behält seine frühere Sackform bei, erscheint aber im Ganzen mächtiger ausgebildet. Während der untere Körpertheil schwach orangefarben bis rosa gefärbt ist, weisen die Spitzen der längeren Tentakeln die intensivere Drachenblutfärbung auf, welche auch für erwachsene Aglauren charakteristisch ist.

Weiter entwickelte Larven zeichnen sich aus durch eine bedeutende Abplattung des Körpers, sowie durch Bildung der Subumbrellarhöhle, nebst Vermehrung der Zahl von Tentakeln und Randkörpern. Es stellt sich bei Betrachtung solcher Stadien heraus, dass der grössere Theil des Larvenkörpers, derjenige, welcher als Sitz der Nesselkapselbildung dient, sich in den Ringwulst verwandelt, während nur der kleinere, dünnwandige Abschnitt zur eigentlichen Umbrella wird (vgl. Fig. 28). Die Ausbildung der Glocke ist mit einer sehr eigenthümlichen Entwicklung der Subumbrella verbunden: es gehen vom ringförmigen Rande des Larvenleibes acht taschenförmige Ectodermeinstülpungen ab, welche in der Richtung gegen das obere Körperende wachsen und die in acht Kammern getheilte Subumbrellarhöhle darstellen. Ich konnte diesen Vorgang Schritt für Schritt verfolgen, nur habe ich die von mir angefertigten

Zeichnungen wegen des Mangels an Raum auf den Tafeln nicht beigegeben. Ich vermuthe, dass die Bildung der Subumbrellartaschen mit der Entstehung der acht Radialcanäle in einem gewissen Zusammenhange steht, denn die letzteren liegen gerade an den Stellen, wo diese Taschen sich berühren. Anfangs sind die Ectodermwandungen der Subumbrellarkammern noch ziemlich dick, bei dem weiteren Wachsthume werden sie aber viel dünner. Die besprochenen Einstülpungen reichen bis zur Basis des Magens, d. h. bis zur Stelle, von welcher die Radialcanäle abgehen. Bei stark abgeplatteten Larven mit zwölf Tentakeln und vier Randkörperchen (Fig. 29, 30) stehen die Subumbrellarkammern in naher Berührung mit einander und reichen bis zur Ebene, an welcher sich die obere Wand des Entodermsackes befindet (Fig. 31). Auf dem betreffenden Stadium kann man auch bereits ein schmales Velum (Fig. 29) unterscheiden; das Hypostom erscheint dabei verhältnissmässig sehr gross und wie auf dem vorhergehenden Stadium zweilippig und abgeplattet. Der Entodermsack behält ebenfalls seine früheren Eigenschaften und zeigt noch keine weitere Gliederung, so dass es mir wahrscheinlich ist, dass die Radialcanäle von ihm in die Zwischenräume hereinwachsen, welche die Subumbrellarkammern von einander trennen. Zur Zeit als die letzteren noch nicht ihre ganze Höhe erreicht haben, beginnt die Abscheidung der Gallerte, welche in der oberen Hälfte des Larvenkörpers stattfindet und durch ihre Grenzen deutlich die Stelle bezeichnet, wo sich die Glocke vom Randwulste trennt. Dabei stellt es sich heraus, dass wirklich der grösste Theil des Larvenleibes sich zum Randwulste gestaltet, während die eigentliche Umbrella anfangs nur ganz geringe Dimensionen einnimmt. Auf weiteren Stadien ändert sich übrigens dieses Verhältniss zu Gunsten der Glocke, da sie bald sehr bedeutend an Grösse zunimmt, während der Randwulst als ein ringförmiger Anhang derselben erscheint; dabei wird die Glockenhöhle so geräumig, dass sie das Hypostom mit nunmehr stark ausgewachsenen zwei Lippen in sich vollständig aufnimmt. Wir erhalten allmälig solche Stadien, wie das auf Fig. 1 (Taf. VIII) abgebildete, wo wir bereits die meisten Merkmale von Aglaura wiederfinden können, während die Unterschiede rein secundärer Natur sind: so hat die Glocke noch nicht die definitive Tiefe erlangt und die Anzahl der Tentakeln (15) ist viel geringer als beim erwachsenen Thiere; ferner ist noch die fortbestehende Zweilippigkeit (die fertige Aglaura hat ein vierlippiges Hypostom) und der Mangel des Magenstieles hervorzuheben. Uebrigens

werden diese Unterschiede bald ausgeglichen: zunächst wachsen zwischen den beiden primären Lippen zwei kleinere aus, welche dann aber die ersteren nachholen; auch nimmt die Glocke noch weiter an Länge zu, so dass sie ihre definitive Tiefe erreicht. Eine solche junge Aglaura ist auf der Fig. 5, Taf. IV der mit meiner verstorbenen Frau publicirten russischen Abhandlung abgebildet. Am spätesten erfolgt die Bildung des Magenstieles, welcher ursprünglich noch sehr klein ist und erst allmälig seine definitiven Dimensionen erlangt.

Da die Larvenstadien von Aglaura recht häufig bei der pelagischen Fischerei mit dem Müller'schen Netz gefangen werden, so ist es kein Wunder, dass sie schon seit Langem die Aufmerksamkeit der Beobachter auf sich zogen. Joh. Müller[1]) hat sie im Jahre 1849 bei Nizza gefunden und im Jahre 1851 beschrieben und abgebildet; obwohl er über ihre Stellung im System Anfangs keine definitive Meinung äusserte, so hält er doch für wahrscheinlicher, dass sie junge Medusen repräsentiren. Er fand rundliche und abgeplattete Stadien mit verschiedener Anzahl Tentakeln und mit vier „Röhrchen" auf, welch letztere unzweifelhaft die gestielten Randkörper darstellten. In einer späteren Bemerkung[2]) sprach Joh. Müller die Vermuthung aus, dass diese Larve in den Entwicklungskreis der *Polyxenia leucostyla* Will. gehören, was jedoch nicht der Fall ist, da dieselben entschieden für junge Aglaura zu halten sind: so bildet Joh. Müller bei der älteren Larve acht eigenthümliche peripherische Körper, welche nichts anderes als die Subumbrellartaschen, also Organe repräsentiren, welche bei der Polyxenialarve fehlen, dagegen für junge Aglaura ganz besonders charakteristisch sind. Dieselben Larven sind einige Jahre später noch einmal von Gegenbaur[3]) unter dem Namen *Trachynema ciliatum* beschrieben worden. Ausser den Stadien, welche sein Vorgänger entdeckte, beobachtete Gegenbaur noch ältere Aglaura, welche sich zwar durch Mangel eines Magenstieles und durch zweilippigen Mund von dem erwachsenen Thiere deutlich unterschieden, dennoch bereits die acht Radialcanäle und zahlreiche Tentakeln zeigten. Die geringe Tentakelzahl (drei oder vier), die Gegenbaur den jüngsten Stadien zuschreibt,

---

[1]) Ueb. die Larven u. d. Metamorphose d. Holothurien u. Asterien, Abhandl. d. Berl. Akad. 1851, p. 64, Taf. VII, Fig. 9—11.

[2]) Ueb. die Erzeugung von Schnecken in Holothurien, Archiv f. Anat. u. Physik. 1852, p. 34.

[3]) Zur Lehre vom Generationswechsel und d. Fortpflanzung bei Medusen u. Polypen. 1854, p. 51 ff., Taf. II, Fig. 17—23.

erklärt sich leicht durch das Abfallen mehrerer Tentakeln, was bei den mit dem Netz gefangenen Larven regelmässig geschieht. Nach der ersten Bekanntschaft mit den wimpernden Aglauralarven habe ich mit meiner verstorbenen Frau vor fünfzehn Jahren die Behauptung aufgestellt,[1]) dass dieselben mit der *Trachynema ciliatum* Geg. identisch sind, folglich, dass die letztere Form aus dem System weggestrichen werden musste, und meine erneuten Untersuchungen bestätigen diese Schlussfolgerung in jeder Beziehung. Als Beweis, wie wenig charakteristisch die Merkmale der Gattung Trachynema überhaupt sind, kann noch angeführt werden, dass Al. Agassiz zu derselben eine mit Aglaura ganz nahe verwandte Form (*Trachynema digitale* = *Aglantha digitalis* Häck.) beizählt, während Häckel die Repräsentanten der Gattung Sminthea Gegenb. als echte Trachynema in Anspruch nimmt.

Meine erneuerten Beobachtungen über die Hypogenesis der Aeginiden (*Polyxenia leucostyla* und *Aeginopsis mediterranea*) stimmen mit den früheren Angaben von Joh. Müller [2]) und meinen eigenen [3]) durchaus überein; nur habe ich zu bemerken, dass auch Aeginopsis das charakteristische stabförmige Larvenstadium besitzt (Taf. IX, Fig. 27), welches ich bei Polyxenia gefunden, bei Aeginopsis dagegen früher vermisst habe. Auch die unmittelbar folgende Larvenform (Fig. 29) erweist sich bei beiden Gattungen als überaus entsprechend. Obwohl ich mehrfach versuchte, etwas tiefer in die histogenetischen Vorgänge bei diesen Medusen einzudringen, so ist mir dies doch ebensowenig wie bei Aglaura gelungen, und zwar aus demselben Grunde, d. h. durch die geringe Grösse und ungünstige Beschaffenheit der Elemente, namentlich derjenigen des Nervensystems.

An *Pelagia noctiluca* ist zum ersten Mal durch Krohn [4]) der Nachweis geführt worden, dass es Medusen gibt, welche sich direct aus Eiern entwickeln. Später wurde diese Entdeckung durch Agassiz [5]) (an *P. cyanella*), Kowalevsky [6]) (an *P. noctiluca*)

---

[1]) Die oben citirte russische Abhandlung aus d. Jahre 1871 p. 63, Taf. IV, Fig. 5, 6.

[2]) Archiv f. Anatomie u. Physiologie. 1851, p. 272, Taf. XI.

[3]) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIV, 1874, p. 22 ff., Taf. III, IV.

[4]) Ueb. d. frühesten Entwicklungsstufen d. *Pelagia noctiluca*, Archiv f. Anat. u. Phys. 1855, p. 491, Taf. XX.

[5]) Contributions to the Nat. Hist. of the Unit. St. Bd. III, 1860, Taf. XII, Bd. IV, 1862, p. 128.

[6]) S. dessen oben citirte russische Abhandlung über Entwicklung d. Coelenteraten, p. 7, Taf. III.

und Häckel[1]) (an *P. perla*) bestätigt. Meine eigenen Beobachtungen beziehen sich auf *P. noctiluca*, von welcher ich zwar oft Eier erhielt, aber nur ein einziges Mal die normale Entwicklung verfolgen konnte. Ich wollte dabei hauptsächlich die Beobachtung Kowalevsky's über die Ablösung einzelner Zellen aus dem Entoderm vervollständigen, da ich in diesem Vorgange eine rudimentäre Mesodermbildung vermuthete. Indessen musste ich mich überzeugen, dass es sich um einen Niederschlag handelt, welcher sich nach der Behandlung der Larven mit Reagentien bildet und keine zellige Structur aufweist (Taf. X, Fig. 23). Die bei mir ausgeschlüpften Gastrulae zeigten die stark verlängerte Form, wie sie von Krohn beschrieben wurde und welche so auffallend an junge Scyphistomastadien der Cotylorhiza erinnert. An Längsschnitten solcher Pelagialarven (Fig. 24) konnte man deutlich sehen, dass zwischen Ecto- und Entoderm kein zelliges Material sich befindet. In Uebereinstimmung mit Krohn, Agassiz und Häckel habe ich die gleichzeitige Bildung von acht Randlappen beobachtet (Fig. 25), nach deren Erscheinen die Larve sich stark ausbreitete und dabei merklich verkürzte (Fig. 26). Obwohl man schon am lebenden Thiere die Betheiligung des Entoderms an der Lappenbildung constatiren konnte, so war sie doch deutlicher an Längsschnitten wahrzunehmen (Fig. 27). Unter Verkürzung des Körpers verwandelte sich die rauchkerzenähnliche Larve in eine ganz abgeplattete Scheibe (Fig. 28), welche das erste Ephyrenstadium darstellte.

---

[1]) Metagenesis u. Hypogenesis v. *Aurelia aurita*, p. 28.

SECHSTES CAPITEL.

Sporogonie und Knospung von Cunina proboscidea Metschn.

Historisches über „innere“ und äussere Knospung der Cuninen. — Ueber die Geschlechtsproducte von *Cunina proboscidea*. — Auswanderung amöboider Geschlechtszellen und Theilung derselben. — Sporogonie und Knospung. — Dimorphismus der *C. proboscidea*. — Verwandte Formen. — Analogie zwischen Sporogonie der Cuninen mit derjenigen der Trematoden und mit der Paedogenesis von Miastor.

Die Repräsentanten der Gattung Cunina gehören zu den Medusen, deren Embryologie noch gänzlich unbekannt bleibt. Obwohl ich unzählige Male künstliche Befruchtung an ihnen vornahm und auch das spontane Ablegen der Eier beobachtete, so ist es mir doch nicht ein einziges Mal gelungen, auch nur ein Bruchstück der embryonalen Entwicklung zu verfolgen. Viel leichter ist die Beobachtung eines eigenthümlichen Vermehrungsprocesses, welcher zum ersten Mal schon seit mehr als dreissig Jahren gesehen und als eine innere Knospung gedeutet worden ist. Obwohl als erster Beobachter desselben Kölliker[1]) angesehen werden muss, da er das Vorhandensein einer sechszehnstrahligen Aeginide (*Stenogaster complanatus* Köll.) im Innern einer verwandten zehnstrahligen Form (*Eurystoma rubiginosum* Köll.) constatirte, so glaubte er doch nicht an einen genetischen Zusammenhang beider Medusen. Erst Gegenbaur[2]) fasste eine ähnliche, von ihm bei seiner *Cunina (Aeginecta) prolifera* beobachteten Erscheinung als eine Knospung auf, wobei er die jüngsten Stadien als warzenförmige Wucherungen der Magenwand ansah. In seiner Deutung des ganzen Processes zögerte

---

[1]) Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. IV, 1853, p. 327.

[2]) Zur Lehre vom Generationswechsel, p. 55, Taf. II, Fig. 24—31.

er umso weniger, als nach seinen Beobachtungen die Tochterindividuen vollkommen mit dem Mutterthiere übereinstimmten. Daraufhin bestätigten Keferstein und Ehlers[1]) diese Angaben im Allgemeinen an einer Form, welche sie als *Aegineta gemmifera* bezeichneten; sie wichen von Gegenbaur vorzugsweise in der Beziehung ab, dass sie die Knospen aus der Unterseite der unteren Magenwand ableiteten. Einen wesentlichen Beitrag lieferte dann Fritz Müller,[2]) indem er im Gastrovascularsystem der meistens achtstrahligen *Cunina* Kölliker i verschiedenartige Entwicklungsstadien einer ähnlichen, aber zwölfstrahligen Meduse auffand, welche er als durch Knospung an der Magenwand entstanden betrachtete; besonders wichtig ist die Thatsache, dass in vielen Fällen die eigenthümliche Vermehrung bei geschlechtsreifen, mit wimmelnden Zoospermien versehenen Männchen von ihm beobachtet wurde. Auf Grund seiner Untersuchungen deutete Fr. Müller auch den Kölliker'schen Fall als eine Knospung, womit *eo ipso* die Existenz eines Dimorphismus angenommen werden musste. Gegen diese Deutung, welche besonders scharf von Häckel[3]) formulirt wurde, habe ich[4]) mich bei Gelegenheit meiner Untersuchungen über die „Knospung“ der Aeginiden ausgesprochen. In der Gastrovascularhöhle von *Cunina rhododactyla* Häck., welche sich als identisch mit *Eurystoma rubiginisum* Köll. erwiesen hat[5]), fand ich eine zahlreiche Brut, deren jüngste von mir beobachteten Stadien bereits mit einem Tentakel versehen waren und frei im Mutterkörper lagen. Da ich selbst den Ursprung solcher Embryonen nicht verfolgen konnte, so schloss ich mich an meine Vorgänger an, welche den Zusammenhang der kugelförmigen Keime mit dem Mutterkörper beobachteten und bezeichnete die Erscheinung ebenfalls als eine „innere Knospung“. Obwohl ich selbst Cuninen fand, deren Brut sich durch eine grössere Anzahl Segmente auszeichnete, so konnte ich doch darin keinen Beweis für die Annahme eines Dimorphismus erblicken, zumal die individuellen Schwankungen bei den betreffenden Medusen überhaupt sehr auffallend sind. Innere „Knospen“ fand ich ferner auch bei der als *Cunina proboscidea* Metsch. bezeichneten Art,

---

[1]) Zoologische Beiträge. Leipzig 1861, p. 93, Taf. XIV, Fig. 10, 11.

[2]) Cunina Kölliker i, Archiv für Naturgeschichte. 1861, p. 42, Taf. IV.

[3]) Familie der Rüsselquallen. 1865, p. 153 ff.

[4]) Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXIV, p. 27.

[5]) Vgl. meine „Medusologische Mittheilungen“, Arb. d. zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. VI, p. 251.

eine Beobachtung, welche später von Uljanin[1]) erweitert wurde. Diesem Forscher „erschien es unzweifelhaft, dass diese sogenannten „Knospen" ihren Ursprung in besonderen Behältern erhalten, welche sich in der Dicke der Wandungen der Verdauungshöhle, namentlich in der Nachbarschaft der Tentakelwurzeln und in den Seitenwänden der Radialcanäle bilden".

Die neueren Forscher, mit F. E. Schulze[2]) an der Spitze, bemerkten die Mangelhaftigkeit der Beweise, dass es sich in angeführten Fällen um eine wirkliche Knospung handelte und äusserten die Vermuthung, dass die beobachteten Embryone möglicherweise aus Eiern entstanden sind. Häckel[3]) wiederholt dieselbe Ansicht und betont die Möglichkeit, „dass junge Cunanthiden-Larven aus Eiern entstanden schon sehr frühzeitig (als Gastrula) in die Magenhöhle anderer Cunanthiden eindringen und sich hier als Parasiten weiter entwickeln."

Von dieser Vermehrungsart verschieden ist die unzweifelhafte äussere Knospung, welche mehrfach bei Cuninen beobachtet worden ist. Eine solche Erscheinung ist zuerst von Mc. Crady[4]) beschrieben worden, indem er an der Aboralspitze der eigenthümlichen in der Glockenhöhle von *Turritopsis nutricola* parasitirenden Larven der *Cunina octonaria* Knospen sich bilden sah, aus welchen ebensolche Larven Ursprung bekamen. Mc. Crady fand kleine Colonien, welche sich auf eine solche Weise bildeten. Daraufhin beschrieb Fr. Müller[5]) die Knospenbildung von Cuninen auf besonderen Aehren, welche er im Liriopemagen auffand; eine ähnliche Beobachtung wurde etwas später von Krohn[6]) publicirt (obwohl dieselbe noch im Jahre 1843 gemacht wurde), wobei er jedoch die Knospen auf dem Zungenstiele der Geryonia entstehen liess. Es ist allbekannt, dass Häckel[7]) dieselbe Erscheinung untersuchte und sie als eine Alloeogenesis bezeichnete, indem er glaubte, dass Cuninen sich durch Knospung am Zungenkegel der Carmarinen (Geryonien) bilden, wobei sowohl das Tochterthier als die Mutter geschlechts-

---

[1]) Ueb. d. Ursprung der im Geryoniamagen knospenden Cuninen, in Mitth. d. k. Gesellschaft d. Liebhaber etc. von Moskau. Bd. XXIV, 1876, p. 12, Anm. 1 (russisch).

[2]) Ueb. d. Cuninen-Knospenähren. Graz. 1875, p. 33.

[3]) System d. Medusen, p. 313.

[4]) Description of Oceania (Turritopsis) nutricola nov. sp. and the embryological history of a Singular Medusan Larva, found in the Cavity of its bell, Proceed. of the Elliot Society of Natur.-Hist. 1857, p. 1, Taf. VI.

[5]) Archiv für Naturg. 1861, p. 51.

[6]) Archiv f. Naturg. 1861, p. 168, Anm. 1.

[7]) Die Rüsselquallen, p. 156.

reif werden. Ganz unabhängig ist aus Noshin[1]) zu derselben Schlussfolgerung gekommen. Nachdem aber Steenstrup[2]) die fragliche Erscheinung als einen Parasitismus erklärte, und auch ich selbst einige Bedenken in der Auffassung derselben als Alloeogenesis äusserte, ist es durch F. E. Schulze[3]) und Uljanin[4]) ganz unabhängig nachgewiesen worden, dass die Cuninenknospen auf besonderen parasitischen schlauchförmigen Individuen ihren Ursprung nehmen, welche mit Geryonien in durchaus keiner genetischen Beziehung stehen.

Eine Knospenbildung am aboralen Pole der Cuninabrut fand ich[5]) bei *Cunina rubiginosa (rhododactyla)* und *C. proboscidea*, bei welcher letzteren dieselbe Erscheinung von Uljanin bestätigt wurde.

Nachdem ich in kurzen Zügen die Geschichte der Kenntnisse über die Vermehrung der Cuninen (*Cunanthidae* Häck.) überblickt habe, muss ich noch ein Resumé der Erfahrungen über die geschlechtliche Entwicklung dieser Medusen geben. Während die früheren Forscher wie Kölliker und Gegenbaur, uns gar nichts über die Geschlechtsorgane der Cuninen mittheilten, war Fr. Müller[6]) der Erste, welcher geschlechtsreife *C. Köllikerii* beobachtete, nur konnte er ausschliesslich männliche Individuen mit wimmelnden reifen Zoospermien wahrnehmen; „Eier wurden nie gesehen.“ Bei *C. rubiginosa (C. rhododactyla)* fand Häckel[7]) nur ein einziges Weibchen mit Eiern, welche letzteren „gross waren und sassen in ziemlich geringer Anzahl an den Rändern der radialen Magentaschen vertheilt, so dass auf jede Tasche durchschnittlich nur 5—10 Eier kommen mochten“. Die Männchen wurden dagegen auch von Häckel viel häufiger beobachtet, wobei er sich überzeugen konnte, dass die Geschlechtsproducte an der unteren Magenwand entstehen. Genauere Angaben finden wir bei den Gebrüdern Hertwig,[8]) welche übrigens sich mehr auf *Aeginopsis mediterranea* und *Polyxenia albescens* (= *Cunina solmaris* Hertw., *Solmissus albescens* Häck.), also auf

---

[1]) Ueb. einen Generationswechsel bei Geryonia proboscidalis, Mél. biol. de l'Acad. de Pétersb. Bd. V, 1866, p. 27.

[2]) Citirt in Leuckart's Jahresbericht üb. d. Naturg. niederer Thiere, für d. J. 1866 u. 1867, p. 199.

[3]) Ueb. d. Cuninen-Knospenähren. Graz. 1875.

[4]) Archiv für Naturgesch. 1875 u. in Mittheilungen der Moskauer Gesellschaft der Liebhaber etc. (russisch). Bd. XXIV, 1876.

[5]) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIV, 1874, p. 29.

[6]) A. a. O. p. 47.

[7]) Rüsselquallen, p. 129.

[8]) Der Organismus der Medusen. Jena 1878, p. 11 ff.

Nicht-Cunanthiden beziehen. Von letzteren untersuchten unsere Forscher ausschliesslich *C. proboscidea*,[1]) welche sie als *C. lativentris* bestimmten. Sie wiesen nach, dass auch bei dieser Meduse die Geschlechtsorgane ausschliesslich Ectodermproducte repräsentiren; sie schilderten einige jüngere Stadien der geschlechtlichen Ausbildung, gaben aber, ebensowenig wie ihre Vorgänger, eine Beschreibung reifer Eier. Die Ursache dieser Dürftigkeit in unseren Kenntnissen über die weiblichen Genitalien der echten Cuninen liegt meiner Meinung nach darin, dass die Eier nicht nur im Verhältniss zu anderen Aeginiden oder zu Medusen überhaupt, sondern auch an und für sich ausserordentlich klein sind. Wie ich im ersten Capitel dieser Studien zeigte, nehmen sie in dieser Beziehung überhaupt die tiefste Stellung unter den Medusen ein, da die reifen Eier der *C. proboscidea* einen Durchmesser von kaum 0,024 Mm. haben. Diejenigen Forscher, welche Cuninen mit so kleinen Eizellen trafen, glaubten unreife Formen erlangt zu haben und schenkten ihnen deshalb keine weitere Beachtung. Die kleinen Eier der genannten Meduse, wenn sie aus dem Eierstocke durch Zerzupfung isolirt werden, erscheinen als rundliche oder ovale nackte Zellen (Taf. XI, Fig. 5, 6) mit blasigem, körnchenarmem Inhalte und einem verhältnissmässig sehr grossen Keimbläschen, in welchem man bei Untersuchung lebender oder mit einer halbpercentigen Osmiumsäure behandelter Objecte stets einen runden Keimfleck unterscheidet; bei Anwendung von Essigsäure (in zweipercentiger Lösung) trübt sich der Kernsaft, wobei in ihm sehr feine Körnchen und fadenförmige Figuren zur Erscheinung kommen. Solche Eier werden auch in Menge spontan abgelegt, wobei ich jedoch keine Veränderungen des Kernes, respective keine Bildung von Richtungszellen beobachten konnte. Im Eierstock findet man eine Unzahl Eier auf verschiedenen Entwicklungsstadien, welche einen dichten, mehrschichtigen Polster bilden; ganz ähnlich erscheinen sie auch bei *Cunina rubiginosa*, und wenn Häckel (s. oben) bei dieser Species

[1]) M. vgl. über diese Species die Medusologischen Mittheilungen a. a. O., p. 249. Einen weiteren Beweis dafür, dass weder *Cunina lativentris*, noch *C. vitrea* mit *C. proboscidea* identificirt werden können, finde ich in den in Icones Zootomicae von V. Carus, 1855 von Gegenbaur publicirten Abbildungen der *C. globosa* Esch. (Ic. Zoot. Taf. II, Fig. 6, 7), welche indessen sich weit von der Escholz'schen Species entfernt, dafür aber eine unverkennbare Aehnlichkeit mit *C. proboscidea* aufweist. Wäre die Gegenbaur'sche *C. globosa* mit einer seiner oben genannten Species identisch, so hätte er das gewiss berücksichtigt und nicht an die Escholz'sche Art gedacht. Da der Name *C. globosa* somit der Escholz'schen Südseeform gehört, so ist desto mehr Grund vorhanden, die Gegenbaur'sche *C. globosa* mit einem anderen Namen (*proboscidea*) zu bezeichnen.

von einer geringen Anzahl grosser Eier spricht, welche er nur ein einziges Mal beobachtete, so ist es mir wahrscheinlich, dass er die eigentlichen Eier nicht beachtete, dagegen einige sporogonische Embryonalstadien für solche ansah.

Die beiden von mir auf ihre Geschlechtsproducte untersuchten Cuninaarten *(proboscidea* und *rubiginosa)* sind getrennt geschlechtlich. Die Hoden enthalten eine unzählige Masse kleiner Zellen, respective fertiger Samenkörperchen, welche einen runden, verhältnissmässig recht grossen Kopf, ein kleines, sogenanntes Mittelstück und eine lange Geissel besitzen (Taf. XII, Fig. 10 *a*) Die fertigen Zoospermien vereinigen sich zu garbenförmigen Paquetten, welche in verschiedenen Richtungen neben- und übereinander liegen. Die Erzeugung der Geschlechtsstoffe erstreckt sich bei *C. proboscidea* bis zum Rande der Magentaschen, wo es zur Bildung mehrfacher Falten kommt, geht aber auf die sogenannten Peronialcanäle nicht über.

Wenn man ein Geschlechtsorgan, namentlich einen unreifen Eierstock lebender *C. proboscidea* im optischen Schnitte betrachtet (Taf. XI, Fig. 1), so sieht man eine dichte Anhäufung mittelgrosser Zellen, welche von der Grenze der Stützlamelle bis zur äusseren Oberfläche der ectodermalen Genitalverdickung mehrere Lagen bilden. Während die meisten Zellen durchaus homogen und durchsichtig sind, zeichnen sich einige wenige durch Ablagerung feiner Körnchen in ihrem Inhalte aus, wobei zu bemerken ist, dass solche körnchenhaltige Zellen sich gewöhnlich in der Nähe der Stützlamelle befinden. Bei Betrachtung von oben, kann man schon am lebenden Thiere die nähere Zusammensetzung der Geschlechtszellen untersuchen und namentlich ihre unregelmässigen Contouren sowohl wie den grossen nucleolushaltigen Kern deutlich unterscheiden (Taf. XI, Fig. 2). An im Meerwasser zerzupften Präparaten überzeugt man sich sogleich, dass diese Zellen energische amöboide Bewegungen ausführen, welche grösstentheils durch rundliche, lappenförmige Pseudopodien (ähnlich wie bei *Amoeba spumosa* Grub.) vollzogen werden. Die Fig. 3 *a* — *d* (Taf. XI) repräsentirt vier kurz aufeinander folgende Bewegungszustände einer körnigen Geschlechtszelle. Einige Male sah ich übrigens an solchen Zellen viel längere, dafür aber auch sehr viel dünnere Protoplasmafortsätze sich bilden. Die nähere Untersuchung ergibt uns zunächst, dass die beweglichen Geschlechtszellen bedeutend kleiner als die oben beschriebenen bewegungslosen Eier sind (die Fig. 3 und 5 der Taf. XI sind bei der gleichen Vergrösserung entworfen); sie zeigt uns ferner, dass ebensolche Zellen auch in

männlichen Geschlechtsorganen neben kleinen Samenzellen und bereits fertigen Zoospermien vorkommen. Aus diesen Thatsachen, sowohl wie aus dem Umstande, dass ich niemals ausgesprochene männliche Elemente in denselben Organen mit wirklichen Eiern fand, ziehe ich die Schlussfolgerung, dass die beweglichen Geschlechtszellen neutrale Elemente repräsentiren, aus welchen bei weiblichen Thieren Eier, bei den Männchen dagegen Spermatoblasten entstehen. Es ist dabei ganz natürlich, dass die amöboiden Zellen eine grössere Aehnlichkeit mit weiblichen Geschlechtsproducten aufweisen, da die letzteren keinen so grossen Umwandlungen unterworfen sind.

Bei mikroskopischer Untersuchung abgeschnittener Stücke des Schirmrandes unserer *C. proboscidea* von der Subumbrellarfläche aus fällt es bei mehreren Individuen sofort in die Augen, dass auf der Gallerte, dicht unterhalb der Muskelschicht, sich eine verschiedene Anzahl amöboider Zellen vorfindet, welche sich oft sehr rasch bewegen. Auf den ersten Blick zeigen solche Zellen eine vollständige Aehnlichkeit mit beweglichen Mesodermzellen aus der Gallerte mancher Acraspeden und der *Rhopalonema velatum*, so dass ich eine Zeitlang glaubte, ein neues Beispiel eines solchen Gewebes bei Craspedoten aufgefunden zu haben; nur erschien es mir sonderbar, dass, während bei einigen Exemplaren der Cunina diese Zellen ungemein zahlreich und auffallend waren, bei vielen anderen Individuen trotz angewandter Mühe keine einzige amöboide Gallertzelle aufzufinden war. Die Frage über die Abstammung dieser Zellen konnte an lebenden Thieren nicht entschieden werden, da bei der bedeutenden Grösse selbst der kleinsten betreffenden Medusen es unmöglich war, die verhältnissmässig kleinen Zellen in ihren Wanderungen längere Zeit zu verfolgen. Ich musste deshalb zur Untersuchung der Schnitte (wobei die Medusentheile mit Picroschwefelsäure und Alkohol 70°, 90°, Boraxcarmin behandelt, daraufhin entfärbt und in Alkohol, Bergamotöl, resp. Paraffin gebracht und dann geschnitten wurden) schreiten. So riskirt es überhaupt ist, über die amöboiden Elemente auf Grund der Schnittuntersuchungen zu urtheilen, so glaube ich doch, dass es in unserem Falle sicher festgestellt werden kann, dass die eigenthümlichen Wanderzellen aus den Geschlechtsorganen abstammen und, die Stützlamelle durchbrechend, sogar in das Entoderm gelangen. Die Fig. 7 (Taf. XI) repräsentirt das Stück eines Schnittes durch eine männliche *C. proboscidea*, welcher durch eine Falte einer Magentasche geführt wurde; das Geschlechtsorgan mit seinen verschieden grossen Zellen

und namentlich mit einer Menge Zoospermien ist durch eine scharfe Linie (Stützlamelle) vom dickwandigen Entoderm getrennt. In beiden Schichten findet man gleiche Zellen (*a—c*), in welchen wir ohne Mühe unsere amöboiden Geschlechtszellen erkennen; von gewöhnlichen Entodermzellen unterscheiden sie sich in so vieler Beziehung, dass sie nicht miteinander zu verwechseln sind. Auf anderen Schnitten (z. B. Fig. 8) lassen sich die amöboiden Zellen im Ectoderm (*d, e*) und im künstlich vergrösserten Zwischenraum unterscheiden (Fig. 8, *a—c*), welcher dasselbe vom Ectoderm trennt; das letztere schliesst aber noch keine Wanderzellen ein. Auf noch anderen Schnitten (Fig. 9) sieht man dagegen eine Anzahl solcher, die sich zwischen den gewöhnlichen Entodermelementen eingenistet haben. Da die fraglichen Zellen durchaus nicht mit Entodermzellen, sondern in jeder Beziehung mit ectodermalen beweglichen Geschlechtszellen übereinstimmen, so können die Schnittbilder nur so gedeutet werden, dass es sich um eine Einwanderung amöboider neutraler Geschlechtszellen in das Entoderm handelt. Diese Schlussfolgerung kann noch durch andere Thatsachen, welche aus der Untersuchung lebender Medusen sowohl wie mit halbpercentiger Osmiumsäure bearbeiteter und mit Beale'schem Carmin gefärbter Thiere entnommen wurden, controlirt werden. Die Wanderzellen, die man am lebenden Thiere viel besser auf der Gallerte als im Entoderm beobachten kann (Taf. XI, Fig. 4), erscheinen in jeder Beziehung mit den oben beschriebenen, isolirten Geschlechtszellen (Fig. 3) übereinstimmend. Es sind ebenso grosse amöboide Zellen mit feinkörnigem Inhalte und einem grossen durchsichtigen, nucleolushaltigen Kerne. Bei Betrachtung der Entodermstücke, welche vorher mit Osmiumsäure behandelt, mit Beale'schem Carmin gefärbt und in Glycerin eingebettet wurden, findet man neben gewöhnlichen Entodermelementen noch die amöboiden Zellen, welche sich sofort als eingewanderte Fremdlinge erkennen lassen (Taf. XI, Fig. 28, *b, c*, Fig. 37, *b—d*). Der Zellenleib der letzteren ist überhaupt kleiner und dichter als derjenige der Entodermzellen und zeichnet sich dabei noch durch den Einschluss von Körnchen aus; die mit einem grossen Nucleolus versehenen Kerne erscheinen überhaupt dichter und dunkler gefärbt als die Entodermkerne, welche durch zwei kleine und blasse Kernkörperchen sehr charakteristisch sind. Da zwischen diesen beiden so differenten Zellenformen keine Uebergänge vorkommen, und da im gewöhnlichen Entoderm keine solchen amöboiden Elemente enthalten sind, so kann der Befund nur im Sinne der Einwanderung erklärt werden.

Aus der gesammten Summe meiner Beobachtungen an *C. proboscidea* ziehe ich die Schlussfolgerung, dass bei mehreren Individuen neutrale amöboide Geschlechtszellen aus ihrer Brutstätte auswandern, um in das Entoderm der Magentaschen, der Peronialcanäle und des Ringcanales, aber auch in die Gallertschicht der Subumbrella einzudringen. Ein solcher Process findet sowohl bei geschlechtlich unreifen, als auch bei fertige Zoospermien enthaltenden Männchen und bei reifen Weibchen statt und steht, wie ich es gleich bemerken will, mit der sporogonischen Vermehrung im Zusammenhange. Um die sich unmittelbar anschliessenden Veränderungen der Emigranten zu verfolgen, müssen vor Allem die auf der Gallerte befindlichen Wanderzellen untersucht werden, da sie am meisten isolirt und für die Beobachtung besonders günstig erscheinen. Man schneidet zu diesem Zwecke keine zu grossen Stücke des Schirmrandes bis an den Ursprung der Peronialcanäle ab, legt sie auf kurze Zeit in eine halbpercentige Ueberosmiumsäure und untersucht sie von der Subumbrellarfläche aus entweder sofort im Meerwasser oder färbt sie zunächst in Beale'schem Carmin mit nachträglicher Uebertragung in Glycerin. Die Wanderzellen werden dabei in verschiedenen Bewegungsstadien fixirt und erscheinen mit mannigfaltigsten Protoplasmafortsätzen versehen (Taf. XI, Fig. 10—12); die letzteren sind in vielen Fällen kurz und dünn, während sie in anderen Fällen mehr abgerundet und mehr oder weniger stark ausgebreitet erscheinen. Mit activen Bewegungen sind offenbar auch energische nutritive Vorgänge verbunden, worauf die Ablagerung von gelblichen Concrementen in vielen Wanderzellen hinweist (Fig. 12, 13, 18, 19 etc.); ausserdem kann man an letzteren recht häufig Theilungserscheinungen beobachten, welche als der Einleitungsact zur Sporogonie angesehen werden müssen. Obwohl der Theilungsprocess der Wanderzellen unserer Meduse keineswegs zu den classischen Beispielen (wie etwa die Theilungsphänomene in den Geweben der Salamander- oder Tritonlarven) beigerechnet werden darf, so halte ich trotzdem für geboten, denselben ausführlicher zu besprechen, zumal ganz nämliche Erscheinungen auch sonst bei Medusen und anderen wirbellosen Thieren häufig vorkommen. Ich werde die von mir gesehenen Bilder beschreiben, so wie sie bei der angegebenen Präparirungsweise auftreten, in Berücksichtigung dessen, dass die gewonnenen Kenntnisse in der Zellentheilungslehre zu einem ausserordentlich wichtigen Hilfsmittel bei der embryologischen Forschung geworden sind. Der ruhende Kern erscheint in Form eines

rundlichen oder ovalen Bläschens, welches unter dem Einflusse der amöboiden Veränderungen des Zellprotoplasmas selbst nicht unerhebliche Umgestaltungen erfährt (Taf. XI, Fig. 10); sein Inhalt ist durch eine Masse feinster Körnchen getrübt, ausser welchen central oder excentrisch ein ansehnliches rundes Kernkörperchen befindlich ist (Fig. 10—13). Die ersten Veränderungen, welche als Vorbereitung zur Karyokinese aufgefasst werden müssen, bestehen in einer Vereinigung der Molecularkörnchen zu grösseren verlängerten Körpern, welche in verschiedenen Richtungen verlaufen; dabei wird der Kernsaft viel klarer, und nur der Nucleolus behält seine ursprünglichen Eigenschaften (Fig. 14). Die Vereinigung der bacillenförmigen Körperchen führt zur Bildung verlängerter gerader oder verschiedenartig geknickter und gebogener Chromatinfäden, womit Hand in Hand eine noch stärkere Aufklärung des Zellsaftes erfolgt (Fig. 15). Daraufhin bildet sich aus den vereinigten Fäden ein zusammenhängendes Chromatinnetz, dessen Maschen durch wasserklaren Zellsaft angefüllt erscheinen (Fig. 16); bei weiterer Verbindung des Chromatins scheint mit demselben auch der bis jetzt selbständige Nucleolus zu verschmelzen, so dass eine einheitliche Masse entsteht, welche sich im Centrum des Kernes concentrirt und an dessen Peripherie feine radienartige Ausläufer absendet (Fig. 17.) Während dieser Concentrirung des Chromatins nimmt seine Dichtigkeit zu, wobei es sich zu einem kleineren Volumen zusammenzieht; es entsteht auf diese Weise eine eigenthümliche, constant wiederkehrende, radförmige Figur mit langen geraden oder gebogenen Fortsätzen (Fig. 18). Im Uebrigen behält der Zellkern noch immer seine früheren Eigenschaften bei: er bleibt in Form eines runden Bläschens mit scharfen äusseren Contouren bestehen und schliesst eine bedeutende Menge ganz wasserklaren Zellsaftes ein. Nun aber ändert sich dieses Bild, indem der Nucleus eine ovale Form annimmt und die compacter gewordene Chromatinmasse sich in die Länge auszieht, wobei deren fadenförmige Ausläufer ganz oder theilweise eingezogen werden (Fig. 19). Allmälig gestaltet sich die flächenartig ausgebreitete Chromatinplatte zu einer Scheidewand, welche den Zellkern in zwei Hälften halbirt, die dann von einander weichen (Fig. 20, 21). Es theilt sich somit der ursprüngliche Nucleus in zwei Tochterkerne, welche an der Aussenfläche noch die früheren Contouren behalten, während sie von innen durch eine eigenthümlich gelappte Linie begrenzt werden, welche von der Chromatinplatte herstammt. Ein Theil der letzteren scheint sich in die

verdichtete Masse zwischen den Tochterkernen verwandelt zu haben, während diese selbst vollkommen wasserklar bleiben. Je mehr sich die Tochterkerne von einander entfernen, desto deutlicher erscheint die achromatische Spindelfigur, welche nur aus verhältnissmässig wenigen und dabei äusserst zarten Fäden, zusammengesetzt wird (Fig. 22); die Tochterkerne selbst verändern dabei ihre Form, indem sie zum Theil neue Lappen bilden, zum Theil aber die früheren einbüssen; in einigen Fällen beobachtete ich, dass der Tochterkern ganz in kleine Segmente zerfiel, welche zusammen eine acinöse Gestalt annahmen. Auf weiteren Stadien ziehen sich die lappenförmigen Anhänge der Tochterkerne allmälig mehr oder weniger ein, und die letzteren erlangen eine rundliche oder ovale Gestalt (Fig. 23), welche an die definitive Form der Zellkerne erinnert, dann glätten sich die Contouren noch mehr aus, so dass wir regelmässig ovale Kerne erhalten (Fig. 25), welche sich indessen noch durch ihren wasserklaren Kernsaft und Mangel an Nucleolus und Chromatinkörperchen vom normal ruhigen Zustand unterscheiden. Obwohl es bei Untersuchung der in Theilung begriffenen Wanderzellen unter oben angegebenen Bedingungen scheint, dass das Chromatin sich aus dem Kerne zum grossen Theile zurückzieht, um sich mit dem Zelleninhalte zu vermischen, so bin ich weit davon entfernt, dies behaupten zu wollen, zumal ich mich keiner anderen Methoden bediente, welche die Schlussfolgerung hätten controliren können. Wenn ich überhaupt bei dieser Untersuchung mehr die Interessen der Embryologie verfolgte, welche die Erscheinungen der Kerntheilung als Hilfsmittel benützt, und zwar unter Anwendung der Methoden, welche ihren sonstigen Zwecken entsprechen, so kann ich dennoch die Bemerkung nicht unterdrücken, dass die neuerdings aufgestellte Behauptung, dass der Kernsaft sich in seiner Gesammtheit in die achromatische Spindel verwandelt, [1]) in den hier mitgetheilten Thatsachen keine Unterstützung findet. Auf der anderen Seite glaube ich, dass meine Befunde für die Angabe Waldeyer's sprechen, nach welcher die früher aufgestellte Schranke zwischen der „directen" und „indirecten" Kerntheilung nicht mehr aufrecht erhalten werden kann.

Während der Kern die oben beschriebenen Veränderungen erleidet, behält die Wanderzelle noch lange sowohl ihre äussere Form, als die Fähigkeit, Pseudopodien auszuschicken, bei.

[1]) Waldeyer. Ueber Karyokinese, „Deutsche medicinische Wochenschrift." 1886, NN. 1—4.

(Fig. 14—21.) Erst nachdem sich die lappenförmigen Tochterkerne merklich von einander entfernt haben, verlängert sich der Zellleib in der Richtung der Kernspindel (Fig. 22), worauf er sich in der Mitte einschnürt (Fig. 23); als sich die Zelle in zwei Tochterelemente zertheilt hat, bleiben die letzteren noch eine Zeitlang in Communication, welche durch feine Protoplasmafäden unterhalten wird (Fig. 24, 25). So oft ich Theilungen der Wanderzellen beobachtete, fand ich constant, dass die beiden neugebildeten Zellen sich mehr oder weniger weit von einander entfernten, dass sie also nicht in ähnlicher Verbindung bleiben, wie etwa die zwei ersten Furchungszellen. Die Zellenvereinigung, welche ich neben den Theilungserscheinungen wahrnehmen konnte, betrafen stets Wanderzellen mit bereits ganz ruhenden Kernen, an denen der feinkörnige Inhalt und ein Nuclolus unterschieden werden konnten. Oft sah ich zwei solche Zellen in dichte Berührung miteinander kommen, wobei sich eine durch activere Pseudopodienbildung auszeichnete (Fig. 27). Daneben fand ich andere Paare, an denen ich die Ueberzeugung gewann, dass die activere Zelle ihre ruhige Nachbarin umfliesst (Fig. 27); eine ebensolche Erscheinung liess sich nicht nur an den Wanderzellen der Gallerte, sondern auch an denjenigen amöboiden Zellen beobachten, welche in das Entoderm der Peronialcanäle gelangten (Fig. 28*a*). Während in den meisten Fällen das Umfliessen einer Zelle durch die andere an einem Ende erfolgte, konnte ich einige Male auch eine Aufnahme beobachten, welche gleichzeitig auf der ganzen Länge stattfand, so dass die active Zelle dann eine bootartige Form darbot. Auf diese oder andere Weise gelangt eine Zelle in's Innere der anderen, welche dabei ihre amöboide Gestalt und Bewegungsart beibehält (Fig. 29).

Obwohl ich die Vereinigung der Wanderzellen sogleich nach ihrer Theilung besprochen habe, so kann ich dennoch nicht nachweisen, dass beide Vorgänge in einer innigen Beziehung zu einander stehen; es ist indessen wahrscheinlich, dass die sich vereinigenden Zellen, denen eine wichtige Rolle bevorsteht, gerade die beiden Tochterzellen repräsentiren, nachdem sich bei ihnen der Nucleus definitiv ausgebildet hat. Wenn es somit nur vermuthungsweise ausgesprochen werden darf, dass die Sporogonie durch eine Theilung der Wanderzellen eingeleitet wird, so steht es auf der anderen Seite fest, dass dieser Vermehrungsprocess mit der Aufnahme einer Zelle durch eine andere, wie es oben beschrieben wurde, beginnt. Die umgebende Zelle dient dabei als eine Schutzeinrichtung und spielt

zugleich die Rolle einer Ernährungszelle für die eingeschlossene, welche als eigentliche Spore in Anspruch genommen werden muss. Neben kleineren Schutzzellen, welche nur eine einzige ovale Zelle in ihrem Innern enthalten (Fig. 29), fand ich andere, mit zwei und mehr eingeschlossenen Zellen. Obwohl ich recht viele solche Stadien beobachtete, so ist es mir doch nicht ein einziges Mal gelungen, die Spore in Theilung zu ertappen, so dass ich nur aus indirecten Gründen schliesse, dass sie sich wirklich vermehrt, wobei sie zunächst zwei Zellen liefert (Fig. 30); die letzteren befinden sich entweder in dichter Berührung oder entfernen sich ein wenig von einander. Seltener fand ich Embryonen mit drei eingeschlossenen Zellen (Fig. 37 *a*), wobei die eine fast doppelt so gross als die anderen war; obwohl ich auch auf diesem Stadium nur ruhende Kerne erblickte, so glaube ich doch bestimmt annehmen zu dürfen, dass die zwei kleineren Zellen aus der Theilung einer grösseren hervorgegangen sind. Am folgenden Entwicklungsstadium (Fig. 31) sind bereits vier eingeschlossene Zellen zu unterscheiden, welche dicht aneinander stossen und in regelmässiger Kreuzform angeordnet liegen; diese ganz constante Lagerung deutet nicht nur auf den Ursprung der Zellen, sondern weist noch darauf hin, dass sie durch Theilung in einer Ebene hervorgegangen sind, welche unter rechtem Winkel die erste Theilungsebene durchkreuzt, dass der Process folglich mit den beiden ersten Furchungen der Meduseneier übereinstimmt. Schwieriger ist es, sich einen Begriff über die folgenden Theilungsstadien zu bilden, da hier eine so constante und regelmässige Anordnung nicht mehr nachzuweisen ist. Ich fand oft Embryonen mit acht (Fig. 32), zwölf (Fig. 33) und mehr Blastomeren, welche einen soliden Haufen bildeten und in einigen Fällen eine beinahe radienartige Anordnung (Fig. 33) zeigten. Bei vergleichender Betrachtung verschiedener Embryonenzustände kann man sich leicht überzeugen, dass trotz individueller Grössenunterschiede doch im Ganzen eine merkliche Volumzunahme sowohl des ganzen Embryo als auch seiner einzelnen Bestandtheile während der Entwicklung stattfindet. Dies ist am auffallendsten an der ernährenden Schutzzelle zu constatiren, da sie selbst und namentlich ihr Nucleus sehr viel grösser werden.

Die beschriebenen Vorgänge kann man sowohl an Wanderzellen der Gallerte als auch an solchen der Gastrovascularwandungen, namentlich der Peronialcanäle verfolgen. An ersteren bleibt übrigens die Entwicklung bald stehen, offenbar aus Mangel an Nährmaterial, während sie an den Wandungen

der Peronialcanäle und der Magentaschen unaufhaltsam weiter vorschreitet. Dies erklärt uns auch den auf den ersten Blick eigenthümlichen Auswanderungsprocess amöboider Geschlechtszellen in die Entodermwandungen, wobei ein gewisser Theil dieser Elemente auch auf die benachbarten Bezirke der Gallerte gelangt. Auf einen regen Nutritionsprocess deutet die Ablagerung oft zahlreicher und ansehnlicher gelblicher Concremente, welche ausschliesslich in der Schutzzelle bemerkbar wird (Fig. 28, 37 *a*).

Bei der weiteren Vergrösserung der Anzahl von Embryonalzellen entsteht ein echtes Maulbeerstadium, dessen Zellen sich dann in zwei Lagen ordnen (Fig. 34). Diese Differenzirung erfolgt schrittweise, wobei sie sich am nächsten an die secundäre Delamination bei Embryonalentwicklung von Medusen und Hydropolypen anschliesst; einer besonderen Modification oder etwa eines gastrulaähnlichen Stadiums konnte ich trotz vielen Nachsuchens nicht gewahr werden. Als eine specielle Eigenthümlichkeit der betreffenden Embryonen von *Cunina proboscidea* muss die Thatsache hervorgehoben werden, dass vom ersten Augenblicke der Keimblätterbildung das Ectoderm an mehreren Punkten bereits zweischichtig ist, so dass nicht nur das compacte Entoderm, sondern auch das Ectoderm eine parenchymartige Anordnung der Zellen aufweist. Um diese Zeit nimmt die umgebende Schutzzelle verhältnissmässig recht grosse Dimensionen an; mit ihrem über dem Kerne befindlichen Protoplasmatheil setzt sie sich an die Entodermwand fest, während der übrige Zellleib in Form einer dünnen Membran den bereits ansehnlichen Embryo vollständig umgibt. Das Wachsthum beider Keimblätter erfolgt ziemlich gleichmässig, wobei der Embryo seine ursprünglichen Hauptmerkmale noch immer behält. Auf dem auf der Fig. 35 abgebildeten Stadium sah ich zum ersten Male Kernveränderungen, welche die Zelltheilung einleiteten und sich sowohl im Ecto- als auch im Entoderm bemerklich machten. Die zarte, aus der Schutzzelle stammende Umhüllung konnte von nun an nicht mehr wahrgenommen werden, so dass der Embryo nur an einem Ende seine Verbindung mit der genannten Zelle behielt, welche letztere ihn an der Entodermwand befestigte. Der inzwischen gross gewordene Embryo konnte nicht mehr in der Dicke der Wandung versteckt bleiben, sondern ragte in die Gastrovascularhöhle herein, nur an einem Punkte festgeheftet (Fig. 36). Da nun aber die Ectodermzellen sich mit Wimperhaaren bedeckten, so konnten die Embryonen nicht mehr lange festgehalten werden

8*

und lösten sich vollständig von ihrer Verbindung, nur lose an der Innenwand der Entodermhöhle anhaftend; mehrere von ihnen schwammen dabei fort und gelangten in den Ringcanal, denselben oft gänzlich obstruirend.

Die freigewordenen Embryonen erscheinen als abgeplattete Kugeln mit deutlich abgeschiedenen Keimblättern, wovon das äussere bedeutend dicker ist; im Centrum des Entoderms tritt bereits eine kleine Höhle auf, welche Anfangs noch vollständig geschlossen ist (Taf. XII, Fig. 1). Auf der Ectodermoberfläche bemerkt man kugelrunde Nesselkapseln in zwei oder mehrere Haufen gruppirt, welche die Stellen bezeichnen, an denen auf späteren Stadien die Tentakeln hervorsprossen werden. Unter zunehmendem Wachsthume des linsenförmigen Embryo erhält die Entodermhöhle viel bedeutendere Dimensionen, während das Entoderm selbst zu einer dünnen, plattzelligen Epithelschicht reducirt wird (Fig. 2, 12). Durch Herauswachsen der Entodermschicht im Centrum der unteren Fläche des Embryo kommt die Mundöffnung zum Ausbruch, welche von einem kleinen lippenförmigen Walle umgeben wird, an dem sich das Entoderm merklich verdickt. Auf weiteren Stadien vergrössert sich die scheibenförmige Medusenlarve um ein Bedeutendes; zu den ersten zwei Haufen Nesselkapseln gesellen sich noch zwei oder in selteneren Fällen drei neue; an diesen Stellen wachsen dann kleine Tentakelrudimente aus, deren typische Anzahl vier bleibt (Fig. 3). So wenig diese Organe entwickelt sind, so betheiligen sich doch an ihnen schon die beiden Keimblätter (Fig. 4); in das Innere der Ectodermhügel wachsen Entodermeinstülpungen ein, die eine kleine Höhle mit sich ziehen; bald jedoch verschwindet die letztere, indem die Entodermzellen ihre charakteristische, knorpelzellenähnliche Structur erlangen und sich in eine Reihe anordnen (Fig. 14). Das Entoderm des Körpers bleibt im Ganzen viel dünner als das Ectoderm und bedeckt sich mit langen Wimperhaaren (Fig. 4). Auf so frühen Stadien beginnt schon die Knospung am aboralen Pole, wobei die beiden Keimschichten sich hügelartig ausstülpen (Fig. 2, 4, 13); an der Basis der Knospe bildet sich dann eine Einschnürung, welche dieselbe schliesslich gänzlich abtrennt. Es entstehen dadurch neue zweischichtige Embryone, welche mit solchen, die aus Sporen hervorgegangen sind, in jeder Beziehung übereinstimmen; da man derartige Knospen auf Medusenlarven verschiedenen Alters vorfindet, so ist wohl daraus zu schliessen, dass eine und dieselbe Larve mehrere Knospen zu treiben im Stande ist, welche indessen in keinem Zusammen-

hange miteinander stehen (wie etwa bei *Cunina rubiginosa*), sondern einzeln von dem Mutterthiere abfallen.

Mit dem Herauswachsen der Tentakelrudimente tritt noch eine neue wichtige Neubildung zum Vorschein auf: es bildet sich ausserhalb der Tentakeln eine kreisförmige Contour (Fig. 3), welche eine obere Scheibe von dem Larvenkörper abgrenzt; bei Untersuchung auf Schnitten stellt es sich heraus, dass diese Contour einen ringförmigen Ectodermwall bezeichnet, aus dem der Scheibenrand sammt dem Velum hervorgehen (Fig. 14 *s v*). Wir sehen somit, dass die Cuninenlarven aus zwei scharf von einander getrennten Abschnitten bestehen: aus der oberen Scheibe mit Tentakelrudimenten und eventuell mit einer Knospe im Centrum und aus dem blasenförmig abgetriebenen übrigen Körper mit der Mundöffnung in der Mitte der ovalen Fläche. Dieser Gegensatz wird auf weiteren Stadien noch auffallender, zumal es den Anschein hat, als ob eine scheibenförmige Medusenanlage auf einer kugeligen Unterlage wie ein fremder Organismus aufsässe (Fig. 5). Bei näherer Betrachtung der aboralen Scheibe sehen wir an der Peripherie die Anlage des Scheibenrandes und weiter gegen das Centrum in den meisten Fällen vier, in Ausnahmefällen dagegen fünf oder sogar sechs (wie in Fig. 5) rudimentäre Tentakeln, zwischen welchen die hügelförmigen Randkörperanlagen hervortreten. Die Zahl der letzteren ist vielen individuellen Schwankungen unterworfen; so sah ich in mehreren Fällen nur je eine zwischen zwei Tentakeln hervorsprossen, während die anderen Segmente derselben Larve deren drei in gleichmässiger Entwicklung zeigten. Solche Beispiele, wo in jedem Segmente die gleiche Anzahl Randkörperchenanlagen zu finden war (wie gerade auf Fig. 5), bildeten eher eine Ausnahme aus der Regel. Die Anlagen selbst zeigten eine unverkennbare Aehnlichkeit mit Tentakelrudimenten und bestanden vom Anfang an aus beiden Keimblättern, unterscheiden sich jedoch auf den ersten Blick durch Mangel an Nesselkapseln. Schon auf frühen Stadien konnte man an apicalen Entodermzellen der Randkörperanlagen die Ausscheidung kleiner Kalkconcremente wahrnehmen.

Bei weiterer Entwicklung nimmt die aborale Scheibe an Umfang bedeutend zu, so dass sie allmälig den unteren Larventheil zu überwuchern strebt, zumal der letztere seine frühere Blasenform gegen eine abgeplattete umzutauschen beginnt (Fig. 6); es erhellt dabei, dass der letztgenannte Körperabschnitt die untere Magenwand sammt dem Geschlechtsorgane, während die scheibenförmige Anlage, sowohl die obere Decke der soge-

nannten Schirmscheibe (Hertwig), als auch den Schirmsaum nebst dem Velum liefert. Das Ectoderm ist besonders an der unteren Magenwand verdickt und repräsentirt schon jetzt eine ansehnliche Genitalanlage, welche von aussen vom Geisselepithel bedeckt wird und selbst aus mehreren Zellenreihen zusammengesetzt erscheint (Fig. 15). Das Entoderm ist dagegen viel dünner, namentlich in dem Abschnitte, welcher an der Bildung der unteren Magenwand betheiligt ist. Beim Herauswachsen des Scheibenrandes differenzirt sich der eigentliche Schirmsaum deutlicher von der Anlage des Velum, in welcher wir die Stützlamelle zwischen den beiden Ectodermschichten vorfinden; von der Wand des einfach gebauten, linsenförmigen Entodermsackes geht in den Schirmsaum eine einschichtige Fortsetzung ein, um die Entodermlamelle zu liefern (Fig. 16). Zu dieser Zeit bemerken wir an der aboralen Fläche der jungen Cunina, zwischen beiden Keimblättern, die Absonderung der Gallerte, welche anfangs als eine dünne Schicht erscheint, um sich bald merklich zu verdicken. Während auf den Schnitten der zuletzt beschriebenen, sowohl wie etwas früherer Stadien die Keimblätter ihren ursprünglichen Bau aufweisen, erscheinen sie an zerzupften und zerklopften Präparaten (bei vorheriger Behandlung mit Osmiumsäure und Beale'schem Carmin) schon einen Schritt weiter differenzirt. Auf einem blasenförmigen Stadium mit einer noch nicht hervorragenden Scheibenanlage und mit bereits angelegten, aber noch nicht ausgebildeten Randkörpern konnte ich die erste Bildung sowohl der Muskeln, als des Nervengewebes wahrnehmen. An spindelförmigen Ectodermzellen der Velumanlage erschienen die ersten Muskelfibrillen zu je einer auf jeder solchen Zelle (Fig. 18); beim Zerklopfen des verdickten Theiles des Randwulstes konnte ich zu derselben Zeit abgerundete, spindelförmige und polygonale Ectodermzellen von benachbarten Elementen unterscheiden und an ihnen mehr oder weniger verlängerte Protoplasma-Ausläufer beobachten (Fig. 19). Sowohl die Lage, als auch sonstige Eigenschaften beweisen, dass es sich um erste Nervenelemente mit noch wenig entwickelten Nervenfasern handelte. Zwischen den Zellen mit bereits vorhandenen Ausläufern konnte ich andere, im Uebrigen ganz ähnliche Elemente isoliren, die jedoch noch keine Fortsätze trugen. Beim Vergleich solcher Stadien mit weiter ausgebildeten Zuständen musste ich den allgemeinen Eindruck erlangen, dass hier die Nervenfaserbildung von keinem allgemeinen Zellenverbande eingeleitet wird, wie es die Theorie der Gebrüder Hertwig[1])

[1]) Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. 1878, p. 170.

postulirt. Auf dem Stadium mit bereits begonnener Gallertbildung (Fig. 16) war die Anzahl der Nervenfasern schon bedeutender und ihre Länge eine viel ansehnlichere (Fig. 20), obwohl es noch nicht zur Bildung eines zusammenhängenden Nervenstammes kam.

Unter fortschreitender Abplattung des Larvenkörpers und einem energischen Wachsthum des Schirmsaumes, respective der vermehrten Ablagerung der Gallerte, verwandelt sich die Larve in eine zum Ausschlüpfen bereite junge Meduse, welche unter starken Contractionen den Mutterkörper verlässt und als ein selbständiges Wesen zu schwimmen beginnt. Das fünf Millimeter im Durchmesser haltende und über ein Millimeter hohe Thier erscheint schon auf den ersten Blick von der *Cunina proboscidea* auffallend verschieden. Der Körper ist nicht abgeflacht conisch, wie bei dieser, sondern eher uhrglasförmig und entbehrt einer scharfen Grenze zwischen Schirmscheibe und Schirmsaum (Fig. 7, 8). Am Schirmrande trägt er in einiger Entfernung von der äusseren Grenzlinie vier rudimentäre Tentakeln, welche auf ihrem früheren Stadium stehen geblieben sind und ohne Vergrösserung gar nicht zu sehen sind. Viel auffallender treten die Randkörper hervor, deren Anzahl sowohl bei verschiedenen Individuen, als an verschiedenen Segmenten eines und desselben Thieres vielen Schwankungen unterworfen ist. Ich fand Exemplare mit zwölf bis sechzehn Randkörpern. Die letzteren stehen auf hügelförmigen Erhebungen, deren Oberfläche mit langen Flimmerhaaren bedeckt ist, und repräsentiren verlängerte Ectodermschläuche mit einer inneren Entodermachse, deren Zellen eine verschiedene, oft eine sehr bedeutende Anzahl krystallinischer Concremente secerniren (Fig. 11). Das Velum ist ziemlich breit und stark beweglich. Das Ectoderm ist auf der Schirmoberfläche sehr dünn, verdickt sich dagegen am Schirmrande, wo es einen ansehnlichen Nervenring einschliesst (Fig. 21); da ich den letzteren an Schnitten nicht deutlich genug beobachten konnte, so bin ich nicht im Stande zu beantworten, ob er bereits doppelt ist, wie O. und R. Hertwig es für die erwachsene *C. proboscidea* nachgewiesen haben. Das Ectoderm der Subumbrella ist wiederum verdünnt, dann aber beginnt es sich plötzlich zu verdicken, um das ringförmige Geschlechtsorgan darzustellen (Fig. 7, *ov*); in der Nähe der Mundöffnung hört der Genitalring auf, um einem nochmal verdünnten Ectoderm Platz zu machen. Das Entoderm der ausgeschlüpften Meduse besteht aus einem einfachen, linsenförmig abgeplatteten Sacke, von welchem weder Magentaschen, noch Peronialcanäle abgehen;

ein Ringcanal fehlt ebenfalls. Von peripherischen Entodermtheilen ist nur die ansehnliche Entodermlamelle zu erwähnen, welche unter dem Ectoderm der gesammten Schirmscheibe verläuft und an Schnitten deutlich zu sehen ist (Fig. 17, *e l*). Als auffallend muss bezeichnet werden, dass zum Ausschlüpfen bereite Medusen schon vollkommen geschlechtsreif sind. Die Geschlechter sind stets getrennt, die Ovarien aber sehen ganz gleich wie die Hoden aus, und zwar als ringförmige Ectodermverdickungen der unteren Magenwand. Die Eier (Fig. 9, 17) liegen in mehreren Schichten geordnet und erscheinen in jeder Beziehung den oben beschriebenen Eiern der ersten Generation von *C. proboscidea* ähnlich; sie sind ebenso klein (0·024 Mm. im Durchmesser) und bestehen aus einem durchsichtigen Inhalte und einem bläschenförmigen, mit einem Nucleolus versehenen Kerne. Obwohl sie massenhaft abgelegt werden, so konnte ich doch an ihnen weder das Ausstossen der Richtungszellen, noch irgend welche weitere Entwicklungserscheinungen wahrnehmen. Die Zoospermien bilden sich aus massenhaft angehäuften kleinen Hodenzellen und ordnen sich zu verschiedenartig gerichteten Garben um, aus denen sie dann in einer Form ausschlüpfen, welche sich nur durch die kleinere Grösse des Köpfchens (Fig. 10 *b*) von den Zoospermien der ersten Generation unterscheidet.

In beschriebener Gestalt lebten bei mir die ausgeschlüpften Medusen wochenlang ohne sich weiter zu verändern und ohne dass ich die Entwicklung ihrer Eier weiter verfolgen konnte.

Wenn wir die durch Sporogonie und Knospung entstandene Medusenbrut mit der eigentlichen *Cunina proboscidea* vergleichen, so sehen wir zwischen ihnen so bedeutende Unterschiede, dass die beiden, wenn wir der Eintheilung Häckel's folgen wollten, in zwei Familien untergebracht werden müssten. So repräsentirt die Hauptgeneration der *C. proboscidea* eine echte Cunanthide mit Magentaschen, Peronialcanälen und einem Ringcanal, mit „Otoporpen“ und complicirteren Geschlechtsorganen, während die zweite, aus Sporen, resp. Knospen entstandene Generation einen einfachen Magenschlauch mit einer ringförmigen Gonade besitzt und keine „Otoporpen“ trägt, also sich als eine echte Solmaride aufweist. Gegen die Annahme, dass diese zweite Generation eine einfache geschlechtsreife Larvenform repräsentirt, welche sich später in die gewöhnliche *C. proboscidea* verwandelt, spricht vor Allem der auffallend verschiedene Bau der Randkörper: diejenigen der Hauptgeneration stellen nicht eine entwickeltere Form dar, wie es nach dieser

Annahme sein sollte, sondern erscheinen im Gegentheil viel weniger ausgebildet, und enthalten gewöhnlich nur drei Krystalle [1]) während die Randkörper der solmaridenförmigen Generation deren eine viel grössere Anzahl besitzen. Dann sind junge Medusen der ersten Generation, welche nicht grösser als die eben ausgeschlüpften solmaridenförmigen *C. proboscidea* erscheinen, [2]) doch schon in jeder Beziehung als echte „Cunanthiden" mit „Otoporpen" und Gastrovascularsystem zu erkennen. So bleibt also nur die Annahme übrig, dass im Entwicklungskreise des *C. proboscidea* zweierlei geschlechtliche Generationen vorkommen, wovon die eine bis auf die Randkörper viel complicirter gebaut ist als die zweite, aus Sporen und Knospen entstandene. Die Frage, wie sich die aus Eiern beider Generationen entwickelten Medusen verhalten, kann erst durch spätere Forschungen beantwortet werden.

Von den bisher beschriebenen „inneren Knospen" der Aeginiden, zeigen diejenigen der *Cunina prolifera* Geg. [3]) die grösste Aehnlichkeit mit den sporogonischen Embryonen und deren Knospen der *C. proboscidea*; ich würde die Identität beider annehmen, wenn die Mutterform sich nicht so auffallend von der ersten Generation der *C. proboscidea* auszeichnete: so ist bei *C. (Aeginecta) proboscidea* nach Gegenbaur [2]) „die Gallertsubstanz beträchtlich dick", während ihre weiche Consistenz zu den hervorragendsten Merkmalen der *C. proboscidea* gehört. Das gleichzeitige Auftreten von vier rudimentären Tentakeln und die scharfe Grenze zwischen der Scheibe und der kissenförmigen Unterlage erinnern durchaus an die oben für *C. proboscidea* angegebenen Verhältnisse; nur muss diejenige Fläche, welche Gegenbaur für die orale hält, als aborale bezeichnet werden und das von ihm als Mundöffnung gehaltene Gebilde als die Stelle in Anspruch genommen werden, von welcher eine aborale Knospe abgefallen war. Wollte man um jeden Preis an der Identität der „Knospen" der *C. prolifera* mit den sporogonischen Embryonen und deren äusseren Knospen festhalten, so wüsste ich nur eine Zuflucht in der Annahme, dass im Falle Gegenbaur's die Brut der *C. proboscidea* sich im Magen

[1]) Eine Abbildung dieser Randkörper steht in unserer oben citirten russischen Abhandlung, Taf. VI, Fig. 3, sowie in Medusologischen Mittheilungen a. a. O. Fig. 25, auf die ich nunmehr verweise.

[2]) O. u. R. Hertwig (Organismus d. Medusen, p. 17) erwähnen eines Exemplares ihrer *C. lativentris* (*C. proboscidea*) von 5 Mm. im Durchmesser.

[3]) Zur Lehre vom Generationswechsel, p. 56 ff., Taf. 2.

[4]) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VIII, p. 262.

einer anderen Species eingenistet hat. Dass solche Fälle denkbar sind, beweist der von mir einmal gemachte Befund, dass in der Gastrovascularhöhle von *Polyxenia albescens* ein ganzer Schwarm Embryone und Knospen der *Cunina rubiginosa* ruhig parasitirte. An einen genetischen Zusammenhang beider Formen war dabei gar nicht zu denken. Wenn die Annahme einer Identität von *C. prolifera* Geg. mit *C. proboscidea* auf Schwierigkeiten stosst, so ist die oft ausgesprochene Meinung, dass *Aegineta gemmifera* Kef. Ehl mit der erstgenannten Species identisch ist, durchaus unhaltbar. Die Eigenthümlichkeiten der erwachsenen Form sowohl wie der inneren Embryone [1]) weisen übereinstimmend darauf hin, dass *A. gemmifera* nichts Anderes als *Eurystoma rubiginosum* Köll., d. h. *Cunina rubiginosa* (oder *rhododactyla* Häck.) ist. Die bei dieser Meduse von Kölliker, Keferstein und Ehlers und von mir beobachtete Brutbildung beruht offenbar ebenfalls auf Sporogonie, welche sich namentlich dadurch unterscheidet, dass die neuen Generationen in allen wesentlichen Punkten mit der mütterlichen übereinstimmen und dass es hier folglich zu keinem ausgesprochenen Dimorphismus kommt. Die aus Sporen und Knospen hervorgehenden Individuen unterscheiden sich vielleicht nur durch eine abweichende Segmentzahl (deren untergeordnete Bedeutung bereits früher von mir gezeigt wurde), während sie sich in Bezug auf Nesselstreifen und das Gastrovascularsystem gleich dem Mutterthiere verhalten. Da die neuen Generationen uns keineswegs die verfrühte Geschlechtsreife zeigen, die wir bei der Solmaridenform der *C. proboscidea* gefunden haben, und dabei ihre vollkommene innere Ausbildung erlangen, so ist wahrscheinlich die eigenthümliche niedrige Organisationsstufe der letztgenannten Form durch das Stehenbleiben in Folge der frühzeitigen geschlechtlichen Entwicklung zu erklären. An *C. rubiginosa* erinnert die *C. Köllikeri* F. Müll., bei welcher ebenfalls ein vollkommener Ausbildungsgrad erreicht wird und welche auch in der stufenweisen Entwicklung der Tentakeln mit der ersteren übereinstimmt.

Nach Analogie zu urtheilen, müssen auch die sonderbaren auf *Geryonia proboscidalis* parasitirenden Cuninenlarven [2]) ebenfalls als Producte einer Sporogonie aufgefasst werden. Von diesem Gesichtspunkte lässt sich auch die eigenthümliche,

---

[1]) Keferstein und Ehlers. Zoologische Beiträge, p. 93, Taf. XIV, Fig. 10, 11.

[2]) S. darüber Uljanin's oben citirte russische Abhandlung und meine Untersuchungen in der Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. XXXVI, p. 437, Taf. XXVIII, Fig. 7—16.

riesenhaft ausgebildete Zelle mit der Schutzzelle der sporogonischen Embryone der *C. proboscidea* parallelisiren. In beiden Fällen sehen wir eine mit einem grossen Nucleus versehene amöboide Zelle, welche innig mit dem eigentlichen Embryo verbunden ist und für den letzteren als ein Befestigungs-, aber auch zugleich als Ernährungsorgan fungirt. Während aber bei *C. proboscidea* gleichzeitig nur eine, bei *C. rubiginosa* zwei oder drei aborale Knospen entstehen, bildet sich bekanntlich bei *C. parasitica* (so nenne ich vorläufig die in Geryonia schmarotzende Meduse) ein dicht mit Knospen besäter Stolo. Mit dieser verstärkten Gemmation in Zusammenhang steht wohl die Thatsache, dass die aus Sporen entstandene Generation nicht nur keine frühzeitige Geschlechtsreife, wie bei *C. proboscidea* erlangt, sondern auch auf einer noch viel tieferen Stufe der Ausbildung stehen bleibt. Dadurch lässt sich auch erklären, warum die aus Sporen entstandenen Individuen (sog. Polypen) nicht identisch mit solchen, welche aus Knospen hervorgegangen sind, wie etwa bei *C. proboscidea* und *C. rubiginosa*, sondern sich auffallend von einander unterscheiden. Wie ich an einem anderen Orte gezeigt habe, [1]) weisen die aus Knospen der *C. parasitica* gebildeten Medusen bereits eine Rückbildung der Peronialcanäle und der Ringcanäle auf, so dass sie in dieser Beziehung eine Mittelstufe zwischen den vollkommen ausgebildeten Cuninen und der solmaridenähnlichen Form der *C. proboscidea* repräsentiren. Wie sich nun die sporenbildende Generation der *C. parasitica* verhält, wissen wir zur Zeit noch gar nicht; sollte sie einen vollständig ausgebildeten Gastrovascularapparat besitzen, so würden wir bei dieser Meduse einen Trimorphismus erhalten mit folgenden Generationen: 1. echte Cunina, 2. knospende „Polypenform“ und 3. cuninaähnliche Meduse mit Nesselstreifen, aber ohne Peronialcanäle und Ringcanal.

Wenn eine Sporogonie bei vier oben erwähnten Arten (*C. proboscidea, rubiginosa, Köllikeri, parasitica*) mit Bestimmtheit angenommen werden konnte, so lässt sich dies nicht mit derselben Leichtigkeit von der *C. octonaria* Mc. Crady behaupten. Es kann deshalb mit nur einem gewissen Wahrscheinlichkeitsgrade ausgesprochen werden, dass die primäre, in der Glockenhöhle von *Turritopsis nutricola* schmarotzende Cuninenlarve das Product einer sporogonischen Zeugung repräsentirt. Dasselbe muss auch auf einen ähnlichen Parasiten ausgedehnt werden, welchen ich einmal (April 1883, Messina) in der Glockenhöhle

---

[1]) Medusologische Mittheilungen, a. a. O., p. 252.

von *Rhopalonema velatum* auffand. Er stellte einen einfachen Larvenkörper dar, welcher sich mittelst drei mit Saugnäpfen endigenden Tentakeln an der Subumbrella des Wirthes befestigte und sechs auf verschiedenen Stadien stehende Knospen trug. Die jüngsten erschienen als abgerundete Auftreibungen der beiden Keimschichten, an denen eine conische Rüsselanlage hervorsprosste, die sich dann zu einer langen Saugröhre, ähnlich wie bei den Larven von Mc. Crady, entwickelte. Der eigentliche Leib der Knospe verwandelte sich auf späteren Stadien in eine Medusenscheibe mit zehn kurzen Tentakeln, doppelt so vielen Randkörpern, Nesselstreifen und mit einem vollkommen ausgebildeten (mit Peronialcanälen und Ringcanal versehenen) Gastrovascularsystem. Der Parasit von Rhopalonema stellt uns somit ein Verbindungsglied zwischen den Knospen von *Cunina rubiginosa,* wo die knospende Larve sich ganz gleich verhält wie das neugebildete Individuum und wo beide vollkommen ausgebildete „Cunanthiden“ sind, und der Knospung von *C. parasitica,* wo der proliferirende „Polyp“ sich wesentlich von den Knospen unterscheidet, welche letzteren nur ein unvollständiges Gastrovascularsystem aufweisen.

Die Fortpflanzungserscheinungen verschiedener Cuninen überblickend, sehen wir eine ganze Reihe mannigfaltiger Einrichtungen auftreten, zum Zweck einer erhöhten Vermehrung. Es entsteht die aborale Knospung bei Larven und tritt eine so verfrühte Geschlechtsreife auf, dass sie die definitive Ausbildung mancher Organe mehr oder weniger vollständig hemmt. Die unreifen Geschlechtszellen erlangen die Fähigkeit, als Sporen eine neue Generation zu erzeugen, zu welchem Zweck sie ihre Bildungsstätte verlassen, um in das Entoderm, behufs besserer Ernährung, einzuwandern. Wenn diese Migration an die Wanderungen der Keimzellen erinnert, welche Kleinenberg und Weismann bei Hydroiden gefunden haben, so findet die Sporogonie der Cuninen ihre nächsten Analoga vielmehr in den Stämmen der Würmer und Arthropoden, unter Thieren, welche ebenfalls eine erhöhte Vermehrung zeigen. Eine ähnliche Sporogonie finden wir bei metagenetischen Trematoden, wo die cercarienbildenden Keimzellen ebenfalls als undifferenzirte Geschlechtszellen in Anspruch genommen werden. Die Analogie erstreckt sich sogar auf den Bau der sporogonen Embryone, welche bei Trematoden, ebenso wie es oben für *C. proboscidea* dargestellt wurde, eine grössere, den übrigen Embryonalzellen anliegende Zelle besitzen. Ob die letztere auch bei Trematoden den eigentlichen Embryo umschliesst und selbständig aus einer

Keimzelle entsteht, kann zur Zeit nicht bestimmt behauptet werden; jedenfalls scheint mir die Angabe von Schwarze,[1]) nach welcher die betreffende Zelle erst später durch Heraustreten einer Furchungszelle an die Peripherie des Embryo gebildet wird, zum Mindesten nicht bewiesen.

Eine gewisse Analogie mit der Sporogonie der Cuninen können wir ferner in der Paedogenesis der Miastorlarven erblicken, zumal hier die Keimzellen aus Anlagen der Geschlechtsorgane hervorgehen. Nur im Stamme der Coelenteraten steht die Cuninensporogonie noch ganz isolirt da.

---

[1]) Die postembryonale Entwicklung der Trematoden, Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. XLIII, 1885, p. 49, Taf. III, Fig. 2.

SIEBENTES CAPITEL.

Genealogische Betrachtungen.

Zur Geschichte der Keimblätterlehre. — Hypothesen über die Abstammung der Metazoen. — Genealogische Bedeutung der drei ersten Furchungsstadien. — Entodermbildung. — Bemerkungen über Gastraea-, Planula- und Plakula-Theorien. — Aufstellung der Phagocytella-Theorie. — Erwiderung auf einige Einwände. — Verwandtschaft der Phagocytella mit Turbellaria Acoela. — Rückschlüsse auf die Theorie eines schlitzförmigen Blastopors. — Zur Genealogie des Afters. — Genealogisches über Mesodermbildung.

Einige Deductionen, welche die ersten Principien der heutigen vergleichenden Embryologie lieferten, stammen noch aus dem ersten Viertel unseres Jahrhunderts. So ist von der naturphilosophischen Schule in Deutschland der Satz aufgestellt worden: „*Evolutionem, quam prima aetate quod subit animal, evolutioni, quam in animalium serie observandam putant, respondere.*" Baer [1]) erklärte sich zwar gegen diese Schlussfolgerung, indem er behauptete, dass embryonale Stadien gewisser Thiere keineswegs mit anderen erwachsenen Formen, sondern nur mit deren Embryonen verglichen werden dürften; schliesslich musste er aber selbst erkennen, dass der Unterschied zwischen beiderlei Ansichten keineswegs so bedeutend ist, wie er auf den ersten Blick zu sein scheint.

Ein bedeutender Fortschritt wurde durch L. Agassiz erreicht, als er den Parallelismus zwischen Embryonalstadien gegenwärtiger Thiere und den hauptsächlichsten Stufen der geologischen Entwicklung unserer Thierwelt aufstellte, nur wusste er nicht aus dieser Wahrheit die richtigen Schlussfolgerungen zu ziehen.

[1]) Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere. Th. I, 1828, Scholion V, p. 199 ff.

Indem man auf der einen Seite nach allgemeinen Aehnlichkeiten zwischen Embryonalzuständen der Thiere mit anderen erwachsenen Formen suchte, nach der anderen ebensolche Aehnlichkeiten der Embryone mit ausgestorbenen Thieren aufstellte, machte bekanntlich Huxley im Jahre 1849 den Vergleich zwischen Keimblättern der Wirbelthiere und den Hauptschichten des Coelenteraten-Organismus, die er als Ectoderm und Entoderm bezeichnete. Dieser Gedanke ist in England nicht nur nicht unbemerkt geblieben, sondern wurde sogar popularisirt und weiter verallgemeinert von Herbert Spencer in einem seiner schönen Essays „über den socialen Organismus.“ [1]) So sagt der englische Philosoph: „Im ganzen Thierreich, von Coelenteraten an, ist das erste Entwicklungsstadium vollkommen gleich. Im Embryo eines Polypen, ganz ebenso wie im menschlichen Ei sondert sich von der Zellenmasse, aus welcher das lebendige Geschöpf werden soll, eine peripherische Schicht von Zellen ab; diese Schicht theilt sich später in zwei: in eine innere Schicht, welche den Dotter berührt und als Schleimblatt bezeichnet wird, und in eine äussere Schicht, welche umgebenden Einflüssen unterworfen ist und seröses Blatt genannt wird, oder, wenn wir die Ausdrücke von Huxley, welche er bei der Darstellung des Entwicklungsprocesses der Hydrozoa benutzte, anwenden: in das Entoderm und das Ectoderm. Diese ursprüngliche Differenzirung bezeichnet die wesentliche Verschiedenheit der Theile im künftigen Organismus.“ Es folgt dann die weitere Darstellung, sowie die Aufstellung einer Analogie des Ectoderms mit den höheren Ständen der Gesellschaft, des Entoderms — mit niederen Schichten und des mittleren Blattes mit dem Thiers-Etat.

In Deutschland hat die Lehre Huxley's längere Zeit keine Anhänger gefunden, zumal als dort überhaupt eine gewisse Reaction gegen die allgemeine Anwendung der Keimblätterlehre bemerklich war, welche ihren höchsten Punkt in der bekannten Embryologie der Dipteren von Weismann erreichte. Eine solche Richtung stand im vollkommenen Einklange mit der damals herrschenden Typenlehre, nach welcher alle morphologischen Vergleiche nur im Bereiche eines und desselben Thiertypus gemacht werden dürften.

Während man lange Zeit bei Aufstellung von Aehnlichkeiten zwischen Thieren, ihrem anatomischen Bau und Ent-

---

[1]) Der Aufsatz ist zuerst im Jänner 1860 in Westminster Review erschienen. In Ermanglung des Originals citire ich nach einer russischen Uebersetzung.

wickelungsstadien, nur den Ausdruck eines allgemeinen Planes, welchen man im rein idealen Sinne nahm, erblickte, erkannte man in späteren Decennien mit Darwin, dass im Grunde dieser Aehnlichkeiten die genealogische Verwandtschaft enthalten ist. Darwin hob besonders hervor, dass der Embryo, als weniger verändert als das fertige Thier, uns über den Bau der Vorfahren unterrichtet und dass die Identität der Embryone auf die gleiche Abstammung hinweist. Er suchte diese allgemeinen embryologischen Grundsätze durch concrete Beispiele zu erläutern, wobei er auch die Ausnahmen durch Verdunkelungen im Entwicklungsgange, welche durch Anpassung früher Stadien oder durch eine frühzeitige Vererbung bedingt werden, zu erklären suchte. So kam Darwin zum Schlusse, dass der von Agassiz nachgewiesene Parallelismus durch genealogische Verwandtschaft der Thiere zum Ausdruck gekommen ist, dass dieser Parallelismus indessen sich nur dann offenbart, wenn eben keine verdunkelnde Perturbation in dem Entwicklungsgange vorgekommen ist.

Die embryologischen Principien Darwin's wurden in der bedeutenden Schrift von Fritz Müller: „Für Darwin“ nicht nur auf deductivem Wege weiter entwickelt, sondern auch an einzelnen concreten Beispielen, welche aus der Embryologie und Verwandlungsgeschichte niederer Thiere genommen wurden, analystisch erläutert, wobei zugleich der Weg gezeigt wurde, wie man vergleichend-embryologische Aufgaben behandeln muss. Fr. Müller betonte nachdrücklich, dass die Entwicklungsgeschichte nur dann den genealogischen Gang wiederholt, wenn die Nachkommen auf dem Wege zur elterlichen Form nicht früher oder später abirren, sondern diesen Weg unbeirrt durchlaufen, „aber dann, statt stille zu stehen, noch weiter schreiten“. „In der kurzen Frist weniger Wochen oder Monden führen die wechselnden Formen der Embryonen und Larven ein mehr oder minder vollständiges Bild der Wandlungen an uns vorüber, durch welche die Art im Laufe ungezählter Jahrtausende zu ihrem gegenwärtigen Stande sich emporgerungen hat.“ (Für Darwin, p. 76.) Im Anschlusse an den Gedanken Darwin's über die Perturbationen im Entwicklungsgange stellte Fr. Müller folgende Thesis auf: „Die in der Entwicklungsgeschichte erhaltene geschichtliche Urkunde wird allmälig verwischt, indem die Entwicklung einen immer geraderen Weg vom Ei zum fertigen Thiere einschlägt, und sie wird häufig gefälscht durch den Kampf um's Dasein, den die freilebenden Larven zu bestehen haben“ (p. 77).

Nach dem Erscheinen der bahnbrechenden Schrift von Fr. Müller und zum Theil unter dem Einfluss derselben begann eine intensive Bearbeitung der thatsächlichen Verhältnisse der thierischen Embryologie, wobei die niederen Thiere mehr als die höheren Vertebraten berücksichtigt wurden. Ganz unabhängig von dieser Bewegung kam Kölliker im Jahre 1865 (im zweiten Theil seiner *Icones histiologicae*, p. 90) zu allgemeinen Schlussfolgerungen, welche der Hauptsache nach mit den Ansichten Huxley's übereinstimmten. „Sei dem wie es wolle — sagte er am Schlusse seiner Betrachtungen — so ist auf jeden Fall die Uebereinstimmung im Baue eines Hydrozoen und eines jungen Wirbelthierembryo eine sehr in die Augen springende, und wird sicherlich eine weitere Verfolgung dieser Frage unter Berücksichtigung des Baues und der histologischen Entwicklung vieler Thiere schliesslich ein einfaches Bildungsgesetz zu Tage treten lassen." Diese weitere Verfolgung liess nicht lange auf sich warten. Die ziemlich verlassene Keimblätterlehre im Bereiche der Wirbellosen wurde von Neuem aufgenommen und mit einer Fülle neuer Thatsachen bereichert, so dass sie bald zum Losungsworte der neuen Richtung in der Embryologie geworden ist. Den wichtigsten Anstoss dazu gab die epochemachende Entdeckung der Amphioxusentwicklung durch Kowalevsky,[1]) da in der Embryologie dieses Thieres Erscheinungen, welche die Entwicklung der Wirbelthiere mit deren der Wirbellosen vereinigten, gefunden wurden. Nachdem Kowalevsky die doppeltblätterige Flimmerlarve des Amphioxus entdeckte, suchte er nach analogen Entwicklungsformen bei anderen Thieren, wobei es ihm gelang, eine grosse Anzahl werthvollster Thatsachen festzustellen. Während sich diese Untersuchungsreihe auf das Auffinden der grundlegendsten Embryonalstadien concentrirte, welche mit den Erscheinungen bei Amphioxus in eine Parallele gebracht werden könnten und vorzugsweise niedere Thiere mit einfach gebauten Larven betrafen, wandte ich mich auf die Bearbeitung der Embryonalvorgänge höherer Wirbellosen, mit der Absicht, bei ihnen die Keimblätterlehre wieder herzustellen. Ich untersuchte zunächst die Embryologie von Sepiola,[2]) bei welcher ich zwei Keimblätter auffand und deren

---

[1]) Entwicklungsgeschichte des Amphioxus. Russische Magisterdissertation vom Jahre 1865 und Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus*, Mém. de l'acad. Im. des sc. de S. Pétersbourg 1867.

[2]) Entwicklungsgeschichte der Sepiola, russische Dissertation 1867. Ein Auszug ist von Claparède in Archives des sciences physiques et naturelles 1867 gegeben. M. vergl. die im Jahre 1874 in der Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. XXIV,

Antheil bei der Organenbildung verfolgte. Unter den Arthropoden gelang es mir nicht, die Keimblätter der Insecten mit der gewünschten Deutlichkeit wahrzunehmen; dagegen konnte ich solche bei höheren Crustaceen[1]) (Nebalia) und namentlich beim Scorpion[2]) auffinden. Bei der letzteren Thierform fand ich zuerst (1866) nur zwei Blätter, worauf ich jedoch bald (1868) auch das dritte bemerkte. Die von mir gemachten Befunde, dass beim Scorpion das obere Blatt die Nervenzellen der Centralorgane liefert, das mittlere sich aber in zwei Nebenblätter spaltet, unter Bildung von segmentirten Abtheilungen, wobei die Leibeshöhle durch Vereinigung einzelner Segmenthöhlen entsteht, dass ferner das untere Keimblatt als ein Darmdrüsenblatt erscheint, liessen mich im Jahre 1869 zur Schlussfolgerung kommen,[3]) dass „die drei Blätter der Scorpionembryone durchaus den drei Remack'schen Blättern der Wirbelthiere entsprechen." Ich liess mich dabei nicht durch den Umstand abhalten, dass es mir damals schien, als ob die Nervenfasern nicht aus dem oberen, sondern aus dem mittleren Blatte abstammten, da zu jener Zeit eine ähnliche Bildung des peripherischen Nervensystems auch für Wirbelthiere als Regel galt. Somit wurden vergleichend-embryologische Aufgaben von zwei Seiten in Angriff genommen, um zunächst eine factische Grundlage zu gewinnen. Nachdem ich die Keimblätter der Scorpione in den Hauptzügen verfolgt hatte, begann erst Kowalevsky[4]) seine Untersuchungen über die Embryologie der

---

von Grenacher über Cephalopodenentwicklung publicirte Arbeit, welche noch in alter Richtung verfasst wurde und in welcher keine Rede über Keimblätter ist.

[1]) Entwicklungsgeschichte der Nebalia, russische Dissertation 1868.

[2]) Entwicklungsgeschichtliche Beiträge 1868, Mélanges biologiques de l'Acad. de S. Pétersb. Bd. VI, p. 730. Gegen die Keimblätter beim Scorpion ist sehr entschieden Ganin in seiner russischen Dissertation über Embryologie des Scorpions, 1867 und in Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XX, 1870, p. 518 aufgetreten. Wenn Kowalevsky (Embryol. Stud. üb. Würmer u. Arthrop. 1871, p. 5) behauptet, dass Ganin „positive Angaben, dass das Nervensystem von der oberen Zellenschicht entstehe", gemacht hat, so beruht dies auf einem Irrthum, weil der genannte Forscher das centrale Nervensystem des Scorpions ohne Weiteres aus dem Keimstreifen herleitet und keine Differenzirung der Zellschichten zulässt. Auch ist es unrichtig, wenn Kowalevsky die Entdeckung des Darmdrüsenblattes Ganin zuschreibt.

[3]) In einem Referate in der Zeitschr. d. Unterrichtsministeriums, April 1869 (russisch), p. 179. Es ist unrichtig, wenn Kowalevsky (Stud. an Würm. u. Arthrop. p. 1), sich auf diesen meinen Aufsatz beziehend, mir gerade die Ansicht zuschreibt, als ob ich „keinen Vergleich zwischen den Keimblättern der Wirbelthiere und der Wirbellosen zuliesse."

[4]) Embryol. Stud. an Würm. u. Arthrop. Mém. Acad. Pétersb. Bd. XVI, Nr. 12, 1871. Kowalevsky sagt pag. 5: „Die Keimblätter aber, welche ich annehme,

Oligochäten und Insecten, bei welchen er dieselben drei Blätter erkannte und genauer verfolgte. So gewann die erneute Keimblätterlehre bei Wirbellosen einen festen Boden. und es bildete sich eine neue vergleichend-embryologische Richtung, welche hauptsächlich von deutschen und russischen Forschern weiterbefördert wurde. Da der Begriff der Keimblätter indessen von der Embryologie der höheren Thiere entnommen und dann auf die Wirbellosen angewandt wurde, so entstanden durch diese antigenealogische Methode eine Reihe Uebelstände, welche sogar bis jetzt noch nicht völlig beseitigt sind. So wird bei der Bestimmung der Keimblätter in zweifelhaften Fällen zu sehr auf rein topographische Merkmale recurirt, und es wird z. B. vom Entoderm der Orthonectiden und Dyciemiden gesprochen, wenn es sich um Fortpflanzungszellen handelt, welche unterhalb der Hautschicht des Körpers gelegen sind. Ed. van Beneden[1]) stellt sogar die topographische Lage als einziges Princip bei der Keimblätterbestimmung auf, wie es aus folgenden Worten hervorgeht: „*Nous appelons endoderme la couche ou la masse cellulaire enveloppée, quels que soient, du reste, les tissus qui en dérivent.*" Es muss deshalb als ein bedeutender Fortschritt anerkannt werden, wenn Häckel[2]) zuerst die Ansicht scharf formulirte, nach welcher die Keimblätter oder wenigstens die zwei Hauptblätter als Primitivorgane aufgefasst werden müssen. Dadurch wurde ein fester und dabei rein genealogischer Anhaltspunkt gewonnen. Von diesem Standpunkte konnte ein fragliches Gebilde nur dann als Entoderm bestimmt werden, wenn das erstere mehrere Merkmale dieses Primitivorganes vereinigte und nicht etwa nur in topographischer Lage mit ihm übereinstimmte. Wenn z. B. die innere Zellenmasse der Orthonectiden Verdauungsfunctionen ausübte, so würde dieselbe ge-

haben nur so viel Gemeinsames mit den von Metschn. beschriebenen, als es Keimblätter sind." Die Unrichtigkeit dieser scharfen Aeusserung geht schon aus dem Vergleiche unserer respectiven Angaben hervor; in neuester Zeit hat aber Kowalevsky selbst Scorpionentwicklung untersucht und sich dabei überzeugt, dass die von mir beschriebenen Keimblätter durchaus mit den seinigen übereinstimmen. Wenn er früher das untere Blatt der Insecten mit dem Darmdrüsenblatte der Wirbelthiere, folglich auch der Scorpione, nicht parallelisiren wollte, so hat er wohl längst seine Ansicht verändert. Der uncorrecten Darstellung meiner Angaben seitens Kowalevsky muss ich zuschreiben, dass mein Antheil in der Keimblätterfrage gewöhnlich ganz ignorirt wird.

[1]) M. vergl. seine Arbeiten über Dyciemiden, in Bulletin de l'Acad. r. de Belgique 1876 und Archives de Biologie Bd. III, 1882, p. 222, auch Julin, Götte und Andere.

[2]) Studien zur Gastraea-Theorie 1877, p. 258.

wiss einstimmig als Entoderm in Anspruch genommen, während unter bestehenden Verhältnissen, wo sie ausschliesslich Geschlechtszellen repräsentirt, es noch lange nicht der Fall ist. Die Hauptschwierigkeit liegt darin, dass bei der genealogischen Behandlung der Keimblätterfrage eine sichere Basis noch fehlt, da uns eine Kenntniss über die Urzustände der Metazoen mangelt. Um sich einen Begriff über dieselben zu bilden, muss man mit Hypothesen anfangen, welche mit möglichst vielen thatsächlichen Befunden stimmten. Wie die Descendenzlehre aus einer blossen Hypothese zu einer feststehenden Theorie erhoben wurde, nachdem es sich herausstellte, dass mit Hilfe derselben eine Menge Erscheinungen erklärt werden können und dass keine Thatsache sich mit ihr im Widerspruche befindet, so sollten auch solche hypothetische Ansichten über die Urzustände der Primitivorgane als Theorie in Anspruch genommen werden, welche am vollständigsten mit unseren positiven Kenntnissen in Einklang gebracht werden könnten.

Obwohl die Uebergänge zwischen Protozoen und Metazoen in der gegenwärtigen Thierwelt nicht mehr zu existiren scheinen, so hat man doch gerade mittelst solcher hypothetischer Constructionen, diese Lücke in unseren Kenntnissen einigermassen ausgefüllt. Es liessen sich zwei Wege denken, auf welchen ein derartiger Uebergang stattgefunden haben könnte: entweder durch Protoplasmadifferenzirung um einzelne Kerne bei multinucleären Protozoen oder durch die Vereinigung mehrer Individuen einer Protozoencolonie zu einem mehrzelligen Ganzen. Da man in früheren Decennien oft die nahe Verwandtschaft zwischen Ciliaten und Turbellarien, namentlich deren Larven betonte, so schien es natürlich, zwischen beiden eine Blutsverwandtschaft anzunehmen und daraufhin eine Hypothese über die Abstammung der Metazoen zu construiren. So ist es auch geschehen: mehrere Forscher haben sich für den Uebergang mehrkerniger, etwa opalinenartiger Infusorien zu vielzelligen Metazoen ausgesprochen und Jehring[1]) und neuerdings Saville Kent[2]) haben diese Ansicht in Schutz genommen. Von diesem Gesichtspunkte würde man den Mund und After der Infusorien für homolog mit gleichnamigen Organen der Metazoen erklären; Jehring glaubt sogar das Wassergefässsystem der letzteren auf die contractile Blase der Protozoen

---

[1]) Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Philogenie der Mollusken, 1877, p. 21.

[2]) Manual of the Infusoria, Bd. II, 1881—1882, p. 480.

zurückführen zu können. Aus der ganzen Summe entwicklungsgeschichtlicher Erscheinungen würde mit dieser Hypothese die Blastodermzellenbildung bei Insecten am meisten stimmen, wie sich S. Kent auch thatsächlich auf die ersten Embryonalvorgänge der Aphiden beruft. Derartige Schlussfolgerungen beweisen deutlich, dass eine solche Hypothese unmöglich aufrechtgehalten werden kann. Indem sie sämmtliche Entwicklungserscheinungen gerade der niedrigsten Metazoen ignorirt, passt sie mit der Blastodermbildung der Insecten, also derjenigen Thiere, welche in jeder Beziehung durchaus secundär umgeändert sind. Aber auch unter diesen gibt es Formen, welche der Hypothese widerstreben, wie z. B. die Poduren, d. h. Insecten, welche sonst die niedrigste Stellung in der gesammten Classe einnehmen und in Bezug auf die Furchungserscheinungen des Eies mit Myriapoden übereinstimmen. Unter solchen Umständen erscheinen die Homologien zwischen Mund, After, Wassersystem der Infusorien und Metazoen vollständig werthlos. Auf der anderen Seite vermag uns die Hypothese über den Uebergang der Flagellatencolonien zu Urmetazoen die meisten und wichtigsten Erscheinungen zu erklären; von ihrem Standpunkte lässt sich die Eifurchung und dabei die primitivere totale auf die Theilung der Flagellaten behufs Coloniebildung zurückführen, sowie die geisseltragende Zellenform so vieler Blastulae durch Vererbung von Flagellaten erklären. Wenn uns diese Hypothese die Parallelisirung des Mundes und anderer „Organe“ der Protozoen mit gleichnamigen Theilen der Metazoen verbietet, so hilft sie uns dafür die Entstehung der geschlechtlichen Fortpflanzung zu begreifen, wie es von Bütschli[1]) zuerst gezeigt wurde. Es ist erklärlich, dass sich die meisten Embryologen, darunter R. Lankester, Balfour, für diese zweite Hypothese ausgesprochen haben, sowie dass sie nach ausgehaltener Prüfung zur Basis für weitere Speculationen geworden ist.

Soweit angelangt, müssten wir uns fragen, ob es nicht möglich wäre, die Beschaffenheit der Flagellatencolonien, aus welchen die Metazoen hervorgegangen sind, mit Hilfe der gewonnenen Kenntnisse etwas näher zu bestimmen. Bütschli[2]) glaubt, dass die Metazoen zweifachen Ursprungs sind: die Spongien leitet er aus Colonien der Choano-Flagellata her, während er die übrigen Metazoen von Colonien echter Flagellaten entstehen lässt. Abgesehen davon, dass zu wenig Gründe

[1]) Studien üb. die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle etc., 1876, p. 219.
[2]) Bemerkungen zur Gastraeatheorie, Morph. Jahrb., Bd. IX, 1883, p. 124.

für eine solche, überhaupt äusserst riskirte Annahme existiren, müssen wir nicht ausser Acht lassen, dass die beiden Gruppen bei weitem nicht so scharf von einander gesondert sind, ferner, dass der Kragen, welcher den Hauptunterschied bildet, in einigen Fällen ganz eingezogen wird. Ueber die Verwandtschaft der Spongien mit Coelenteraten werde ich noch später zu sprechen kommen.

Ob also die Metazoen bildenden Flagellaten einen Kragen besassen oder nicht, so waren sie doch entschieden befähigt, feste Nahrungskörper aufzunehmen, was schon durch die Verbreitung der intracellulären Verdauung bei niederen Metazoen postulirt wird. Ich kann daher mit Bütschli nicht übereinstimmen, wenn er die Ernährungsweise bei der Frage über die Abstammung der Metazoen für gleichgiltig hält, „da die Physiologie der Ernährung ohne Rücksicht auf die Morphologie in der Abtheilung der Flagellaten vielfach wechselt" (Bemerkung z. Gastraeath. a. a. O. p. 417). Ich glaube vielmehr, dass die weiteren Differenzirungen der Flagellatencolonien, welche zur Metazoenbildung führten, sich keineswegs indifferent gegen die Art der Ernährung verhielten. Während sich bei einigen pflanzliche Farbstoffe bildeten, um die Assimilation zu ermöglichen, gelangten andere Flagellaten, welche die thierische Ernährungsweise behielten, zur Bildung besonderer, speciell auf die Aufnahme und Verdauung angewiesener Individuen. Dass diese Schlussfolgerung keineswegs eine blos deductive ist, lässt sich aus dem Vergleiche solcher colonialen Flagellaten ersehen, wie die Volvocineen und Protospongia.

Es wäre im Interesse weiterer Ausführungen besonders wichtig, wenn wir etwas Näheres über die Entwicklungserscheinungen der hypothetischen Flagellatencolonien ermitteln könnten. Dass sie sich unter Anderem durch geschlechtliche Zeugung fortpflanzen mussten, geht schon aus den bei Volvocineen obwaltenden Verhältnissen hervor, wie es ja schon hervorgehoben worden ist, dass gerade die geschlechtliche Ausbildung zu werthvollen Argumenten zu Gunsten der Ansicht über die Abstammung der Metazoen aus Flagellaten beizuzählen ist. Was die Theilungserscheinungen betrifft, so wissen wir, dass die heutigen Flagellaten sich in dieser Beziehung verschiedenartig verhalten. Bei den echten Flagellaten herrscht im Allgemeinen die Längstheilung vor, obwohl dazwischen auch Arten mit Quertheilung, wie z. B. *Phalansterium consociatum* nach Cienkowsky[1]) und *Ph. digitatum* nach

[1]) Ueber Palmellaceen u. einige Flagellaten, Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. VII, 1871, p. 429, Taf. XXIV, Fig. 32.

Stein[1]) vorkommen. Bei Choano-Flagellaten sind ebenfalls die beiden Theilungsarten beobachtet, welche sogar bei nahe verwandten Formen wechseln: so theilt sich nach Saville Kent die *Salpingocca campanula* durch Längstheilung,[2]) während andere Arten derselben Gattung,[3]) z. B. *S. inquillata, gracilis*, sich ausschliesslich durch Quertheilung vermehren. Ein „gleichzeitiges Vorkommen der Längs- und Quertheilung bei einer und derselben Form scheint dagegen bis jetzt nur bei gewissen Chlamydomonadinen constatirt zu sein". [4]) Da gerade bei coloniebildenden Thieren die Theilungsart der Individuen eine bedeutende Rolle für die ganze Gestaltung des Stockes spielt, so ist es wichtig zu erfahren, wie sich in dieser Beziehung die hypothetischen Metazoo-Flagellaten verhielten. Wenn wir uns der Schlussfolgerung des zweiten Capitels erinnern, dass die drei ersten Furchungen nach drei Dimensionen des Raumes erfolgen und in derselben Art bei Medusen mit ganz verschiedenen Entwicklungsprocessen (sowohl bei hypogenetischen als metagenetischen, ungeachtet der abweichenden Entodermbildung etc.) und bei verschiedenartigsten Thieren mit totaler Furchung verlaufen, so erscheint es durchaus gerechtfertigt, anzunehmen, dass auch bei den Metazoen-Vorfahren derselbe Theilungsmodus obwaltete. Dies lässt sich um so eher behaupten, als zur Keimbildung überhaupt viele Wege denkbar sind, wie sie in der Pflanzenwelt, wie auch bei Thieren mit inäqualer Furchung factisch betreten werden. Es kann sogar eine Blastulabildung ohne Vermittlung der typischen drei ersten Furchungen erreicht werden. So sehen wir, dass bei Volvox diese Furchungen sämmtlich in meridionalen Ebenen erfolgen, so dass ein plattenförmiger Keim zu Stande kommt, welcher an Gonium erinnert; es bildet sich dabei keine Furchungshöhle, da das Blastocoel durch nachträgliches Wachsthum der Platte gegen einen Pol bewerkstelligt wird. [5]) Wenn wir überhaupt den Furchungsprocess im genealogischen Sinne benützen wollen, so erscheint die angegebene Annahme unumstösslich. Sie steht

---

[1]) Der Organismus der Infusionsthiere. III, I. Abth. 1878, Taf. VII, Fig. 4, 8.

[2]) A Manual of Infusoria 1880—1882. Bd. III, Taf. IV, Fig. 14.

[3]) Ibid. Taf. VI, Fig. 2—5, 27—29.

[4]) Bütschli, Protozoa in Bronn's Classen u. Ordnungen. 2. Aufl. p. 746.

[5]) M. vergl. die Zusammenstellung von Bütschli in Bronn's Classen und Ordnungen. Protozoa und dessen Bemerkungen zur Gastraeatheorie, a. a. O. p. 423, ferner Stein, Organismus, Bd. III, 1, Taf. XVII, XVIII. Ich habe in übereinstimmender Weise die ersten Furchungsstadien bei *Volvox minor* beobachtet und die Plattenbildung mit nachträglicher Umwandlung in eine offene Blase verfolgt.

übrigens nicht ohne Analogon in der organisirten Welt da, wie es uns die Theilungserscheinungen bei den Spaltpilzen beweisen. Während sich die meisten Formen in Querrichtung theilen, gibt es seltene Ausnahmen (wie z. B. eine eigenthümlich verzweigte, in *Daphnia pulex* parasitirende, von mir gefundene und als *Dendrobacterium ocellatum* bezeichnete Art), wo nur Längstheilung vorkommt. Neben solchen Bacterien, wo nur eine einzige Theilungsart beobachtet wird, gibt es andere, wo sich die Zellen in zwei meridionalen Ebenen theilen, wie z. B. bei den Trippermicrococeen und noch andere, wie z. B. Sarcina, wo die Theilungen in drei Dimensionen des Raumes erfolgen, also ähnlich wie bei der totalen Furchung der meisten Metazoen, und wie es auch für die hypothetischen Metazoo-Flagellaten postulirt wird. Da die Furchungshöhle in typischen Fällen schon nach der dritten Furchung erscheint und der Keim sich frühzeitig in eine Blastula verwandelt, so ist es sehr wahrscheinlich, dass auch die Metazoen-Vorfahren als blastulaartige Colonien umherschwammen.

Wenn wir die geschilderten Eigenschaften der Metazoo-Flagellaten als Basis für weitere Betrachtungen acceptiren, so werden wir, wie mir scheint, in den Stand gesetzt, auch in die Frage über den Ursprung der Primitivorgane ein gewisses Licht zu werfen. Wir haben im dritten Capitel erfahren, dass die Entodermbildung bei Medusen in sehr verschiedener Weise erfolgt. Wenn wir diese Bildungsarten kurz recapituliren, so werden wir zunächst constatiren müssen, dass das Entoderm entweder an mehreren Punkten des Keimes, also multipolär entsteht, oder nur an einem Abschnitte desselben, also concentrirt oder hypotrop gebildet wird. Der multipolare Entstehungstypus offenbart sich entweder: *a)* als eine multipolare Einwanderung der Keimzellen aus der Oberfläche in's Innere des Embryo; *b)* als eine primäre Delamination durch Quertheilung der Blastodermzellen; *c)* als eine secundäre Delamination nach vorhergegangener Morulabildung oder *d)* als eine gemischte Delamination, wobei die Entodermzellen zum Theil durch Quertheilung, zum Theil durch Einwanderung gebildet werden. Einige dieser Bildungsarten lassen sich nicht scharf von einander trennen, da sie durch Uebergänge vermittelt werden. Die hypotrope oder concentrirte Entodermbildung erfolgt entweder durch Einwanderung von Blastodermzellen des unteren Larvenendes oder durch eine echte Einstülpung oder Gastrulation. Zu diesem Typus ist auch eine Art Epibolie beizurechnen, welche nur als eine Variation im Anschluss an die inäquale Furchung beobachtet wurde.

Es fragt sich nun: unter welchen Gesichtspunkt sich diese verschiedenen Bildungsarten des Entoderms vereinigen lassen und welche der bestehenden Theorien über den Ursprung der Primitivorgane die thatsächlichen Verhältnisse am besten zu erklären vermag? Sofort lässt sich erblicken, dass die Annahme einer Abstammung der Metazoen aus mehrkernigen Protozoen (Infusorien oder etwa Heliozoen und Radiolarien) uns dabei vollständig im Stiche lässt, da sie eine Einwanderung von der Oberfläche aus ebensowenig wie eine primäre Delamination oder eine Invagination begreiflich machen kann. Diese Hypothese, als eine gänzlich aussichtslose, muss demnach verworfen werden, ohne dass wir sie hier näher zu kritisiren brauchten.

Die Gastraea-Theorie leistet bekanntlich sehr viel bei der Zurückführung verschiedener Entwicklungserscheinungen auf eine primäre Invagination und hilft oft sehr verwickelte Bildungsprocesse am Entoderm, wie z. B. bei Wirbelthieren zu vereinfachen. Indessen stösst sie gerade bei der Erklärung der Delamination auf ernste Schwierigkeiten, wie es Häckel schon bei der ersten Aufstellung seiner Theorie gleich erkannte. „Das schwerste Bedenken — sagte er in seiner Monographie der Kalkschwämme (I, p. 467, Anm.) — scheint darin zu liegen, dass die Gastrula auf zwei ganz verschiedenen Wegen aus der Morula entstehen soll: das eine Mal durch centrale Aushöhlung der Morula und Durchbruch der so gebildeten Magenhöhle nach aussen; das andere Mal durch Bildung einer Keimblase, einer Hohlkugel, deren Wand aus einer Zellenschicht besteht, und durch Einstülpung dieser Keimblase in sich selbst.“ Häckel hielt jedoch für möglich, diese Schwierigkeit durch Annahme einer „secundären Fälschung der Ontogenese“ zu überwinden. In seiner Hauptschrift [1]) wiederholt er oft die Behauptung, dass die Delamination, falls sie wirklich im Thierreiche vorkommt, einen coenogenetischen Process repräsentirt, „der erst secundär aus dem palingenetischen Processe der Invagination entstanden ist“, ohne indessen auf das Zustandekommen einer solchen Fälschung näher einzugehen, was um so bedauernswerther ist, als Häckel selbst die Schwierigkeit seiner Theorie in diesem Punkte empfunden hat. Nachdem Häckel und seine Schule (namentlich die Gebrüder Hertwig) die Existenz einer Delamination längere Zeit überhaupt in Abrede stellten, wird eine solche gegenwärtig wohl acceptirt, zumal ein Forscher aus

---

[1]) Gastraea-Theorie, p, 267, ferner p. 247 Anm. M. vergl. auch die neueste Schrift Häckel's: Ursprung u. Entwicklung d. thierisch. Gewebe 1884, p. 50.

dieser Schule — O. Hamann [1]) — den Delaminationsvorgang bei Hydroiden (nachdem er bereits von mehreren früheren Beobachtern, wie z. B. Allman, F. E. Schulze, mir selbst, beschrieben worden ist) selbst gesehen hat. Er sucht die Schwierigkeit zu überwinden, indem er die Delaminationsplanula für eine Gastrula einfach erklärt und dieselbe auf dem Wege der Coenogenie aus einer Invaginationsgastrula entstehen lässt. „Die Delamination — behauptet Hamann a. a. O. p. 504 — ist eine abgekürzte Form und jedenfalls aus der Invagination herzuleiten.“ „Angesichts des sonst allgemeinen Vorkommens einer Gastrula — sagt er weiter — wird jedenfalls die Ansicht, welche die Planula für eine umgebildele Gastrula hält, in Geltung bleiben,“ und noch: „. . . . . wir glauben auch dann noch von einer Gastrula sprechen zu dürfen, sobald es wahrscheinlich gemacht werden kann, dass das Fehlen beider Bildungen (Blastopor und Darmhöhle) erst secundärer Natur ist. Wir bezeichnen deshalb als Planula die durch Delamination entstandene Gastrula.“ [2]) Diese Behauptungen werden aufgestellt, ohne die Wahrscheinlichkeitsgründe für dieselben anzuführen und nur einigermassen begreiflich zu machen, wie sich eine Invagination zur Delamination verkürzen kann und was für die Entstehung der letzteren die Coenogenie ausrichten könnte. Wenn man indessen in Acht nimmt, dass die Invagination an einem Ende des Embryo concentrirt und gerade bei Medusen durch einen verhältnissmässig kleineren Blastodermabschnitt bewerkstelligt wird, während die primäre Delamination oder multipoläre Einwanderung an verschiedensten Punkten des Keimes erfolgt, so wird es sofort ersichtlich, dass eine Zurückführung des ersteren Bildungsmodus auf die beiden letzteren auf unüberwindliche Hindernisse stösst. Es lässt sich leicht begreifen, wie eine ursprünglich gering ausgebreitete Invagination allmälig auf eine ganze Blastodermhälfte ausgedehnt werden kann, wie es so oft bei verschiedenen Thieren beobachtet wird, oder wie eine einschichtige Entodermanlage sich in einen Haufen zusammenhängender Zellen verwandelt, welche nachträglich durch Ectoderm umwachsen werden; eine unterbrochene Entstehungsweise des Entoderms, d. h. eine solche, wo die Entodermzellen nicht mit ihresgleichen zusammen-

[1]) Der Organismus der Hydropolypen, Jenaische Zeitschrift, Bd. XV, 1882.

[2]) Auch Häckel bezeichnet die verschiedensten Medusenlarven, wie die zweischichtigen Planulae, Geryonialarven etc. schlechthin als Gastrulae, ohne diese Auffassung irgendwie zu begründen und mit seiner eigenen Definition der Gastrula zu vereinigen. M. vgl. sein System der Medusen, p. 119, 298, 348 etc.

hängen, sondern mit Ectodermzellen alterniren (m. vergl. die Entwicklung von Aeginopsis), oder wo sie als centrale Segmente der Blastodermzellen auftreten, ist dagegen unmöglich auf eine verkürzte Invagination zu beziehen. Die multipoläre Einwanderung liesse sich noch gezwungen auf mehrfache Einstülpungen zurückführen, wobei jeder der ursprünglichen Urdärme durch je eine einzige Zelle repräsentirt werden müsste! Es genügt eine solche Annahme nur zu formuliren, damit ihre vollkommenste Unmöglichkeit dargethan worden wäre. Damit hätte man übrigens nicht viel erreichen können, da die primäre Delamination dabei doch gänzlich unerklärt bliebe. Wenn wir die Annahme einer Gastrulation bei Craspedoten auf die epipolischen Erscheinungen anknüpfen wollten, welche als eine Variation in der Entwicklung von *Polyxenia leucostyla* vorkommen, so muss daran erinnert werden, dass eine solche Bildung mit der Ungleichartigkeit der Blastomeren eng verknüpft ist. Sobald wir eine äquale Furchung bei derselben Polyxenia erblicken, so erhalten wir statt einer echten Invagination (wie solche aus einer Amphiblastula bei anderen Metazoen im Anschluss an eine regelmässige Furchung auftritt) vielmehr eine gemischte Delamination, also jedenfalls eine Entstehungsform, welche eben auf eine Gastrulation nicht zurückgeführt werden kann. Dieses Beispiel zeigt uns vielmehr, dass die Epibolie bei Polyxenia als eine Modification der gemischten Delamination aufzufassen ist, welche in diesem Falle im Anschluss an die inäquale Furchung secundär entstanden ist. Unter solchen Verhältnissen bleibt es unnöthig die Beziehungen der Gastrulation zur secundären Delimination näher zu erläutern, zumal es zu keinem genügenden Resultate führen kann. Viel leichter lässt sich die Verwandtschaft zwischen Gastrulation und hypotroper Einwanderung annehmen, wie sie auch von Claus u. A. behauptet worden ist: es bleibt mir unmöglich, ohne vorheriger Auseinandersetzung anderer darauf bezüglicher Fragen zu entscheiden, welche Form als die ursprünglichere zu betrachten ist.

Obwohl die Unmöglichkeit einer Erklärung der multipolären Entodermbildung als stärkster Einwand gegen die Gastraea-Theorie anzusehen ist, so ist die Reihe der Schwierigkeiten der letzteren damit noch lange nicht erschöpft. Da sie zu einer Zeit aufgestellt wurde, wo man an die allgemeine Verbreitung der enzymatischen Verdauung glaubte und noch nicht wusste, dass gerade die niederen Thiere intracellulär verdauen, so entspricht sie nicht mehr unseren heutigen phy-

siologischen Forderungen. Nach der Gastraea-Theorie besteht zwischen der einschichtigen Blastaea und der doppeltwandigen, mit einer „Verdauungshöhle" ausgestatteten Gastraea eine tiefe Kluft, welche indessen leicht ausgefüllt werden kann, sobald wir die Entstehung des Entoderms vom anderen Gesichtspunkte aufzuklären versuchen. Auf weitere Schwierigkeiten, welche aus der Annahme einer Homologie zwischen allen bekannten Gastrulaformen hervorgehen, brauche ich hier nicht näher einzugehen, da sie nicht unmittelbar mit der Frage über die Abstammung des Entoderms verknüpft sind und zumal darüber noch weiter die Rede sein wird.

Die Planula-Theorie von R. Lankester[1]) geht unmittelbar von den bei der Geryoniaentwicklung gemachten Befunden aus und hält den Entodermbildungsmodus für primitiv, welcher durch die Quertheilung der Blastodermzellen bewerkstelligt wird. Wenn man den Versuch R. Lankester's, die Invagination auf eine solche primäre Delamination zurückzuführen, auch anerkennen wollte, so blieben doch solche Fälle unerklärt, wo, wie bei der multipolären Einwanderung, es sich gar nicht um einen wirklichen Delaminationsprocess handelt, sondern um eine Entstehung des Entoderms aus Blastodermzellen, welche, durch Längstheilung der Blastomeren gebildet, von verschiedenen Punkten der Peripherie in's Innere des Keimes gelangen. Die grosse Bedeutung eines solchen Entstehungsmodus wird durch die hypotrope Einwanderung, welche ebenfalls auf einer Längstheilung der Blastodermzellen beruht, verstärkt. Ausserdem muss auch der Planula-Theorie entgegengehalten werden, dass sie, ebenso wie die Gastraea-Theorie, durchaus auf dem Standpunkte der enzymatischen Verdauung bei niederen Thieren steht und insofern dem gegenwärtigen Stande unserer physiologischen Kenntnisse widerspricht. R. Lankester glaubt, dass die Bildung einer Verdauungshöhle, in welche ein verdauender Saft secernirt wurde, noch vor der Entodermbildung stattgefunden hat, resp. dass die inneren Segmente der Blastodermzellen als Verdauungselemente zu einer Zeit fungirten, wo das Polyplast einschichtig war. Alle diese Annahmen erscheinen vollkommen unzulässig, seitdem man die Erfahrung gemacht hat, dass die intracelluläre Verdauung bei vielen niederen Thieren persistirt und sogar noch bei einigen Mollusken (Phylliroë) wiedergefunden wird.

[1]) Notes on the Embryology and Classification of the Animal Kingdom, Quarterly Journ. of Microscop. Science. N. S. Bd. XII, 1877, p. 403.

Während die Gastraea- und die Planula-Theorie von einer Blastula mit ganz gleichen Zellen ausgingen, legt Balfour[1]) als Fundament seiner eigenen Anschauungen des Ueberganges von Protozoen zu Metazoen eine Amphiblastula, weshalb ich seine Theorie schlechtweg als Amphiblastula-Theorie bezeichnen werde. Da sie als eine Modification der Gastraea-Theorie anzusehen ist, so wird sie durch dieselben Einwände wie die letztere getroffen. Vor Allem bleibt sie unmächtig, solche Entwicklungserscheinungen aufzuklären, wo das Entoderm nicht aus einer einheitlichen Anlage entsteht, sondern durch Zellen, welche von zwischenliegenden Ectodermelementen getrennt werden (wie namentlich bei der multipolären Einwanderung), gebildet wird. Auch findet nach der Amphiblastula-Theorie die primäre Delamination durch Quertheilung der Blastomeren keine genügende Erklärung. Was die Anwendung der Balfour'schen Theorie auf Spongien betrifft, so geht ihre Unhaltbarkeit aus der schon von früheren Forschern und auch mehrmals von mir selbst betonten Thatsache hervor, dass das Entoderm bei vielen Spongien (namentlich Kalkschwämmen und Halisarcineen) als nahrungsaufnehmende Körperschicht auftritt, eine Thatsache, welche neuerdings von K. Heider[2]) für *Oscarella lobularis* bestätigt wird. Durch diesen Einwand werden auch die Argumente Balfour's beseitigt, auf welchen er die isolirte Stellung der Spongien unter Metazoen begründet.

An die Amphiblastula-Theorie reiht sich unmittelbar die Plakula-Theorie von Bütschli[3]) nicht nur deshalb, weil der letztgenannte Autor sich ebenfalls für die isolirte Abstammung der Spongien ausgesprochen hat, sondern vor Allem dadurch, dass die Plakula in vieler Beziehung als eine ausgebreitete Amphiblastula angesehen werden kann. Bütschli erkennt die Mangelhaftigkeit anderer Theorien über die Genealogie der Keimblätter an und versucht in rein schematischer Weise die Invagination mit der Delamination unter einen allgemeinen Gesichtspunkt zu vereinigen, wobei er die beiden Bildungsarten des Entoderms aus der Modification von einer pri-

[1]) On the Morphology a. Syst. Posit. of Spongida, Quart. Journ. of M. Sc. N. S. XIX., p. 103 u. Handb. d. vergl. Embryologie, übers. v. Vetter, Bd. I, 1880, p. 143.

[2]) Zur Metamorphose von *Oscarella lobularis*, in Arbeiten d. zool. Inst. zu Wien. Bd. VI, Heft 2, 1886, p. 227. In dieser wichtigen Arbeit legt K. Heider doch zu viel Gewicht auf die Gastrulation der Oscarella und vernachlässigt in seinen theoretischen Betrachtungen die Entodermbildung übriger Spongien.

[3]) Bemerkungen zur Gastraea-Theorie, Morph. Jahrb. Bd. IX, p. 415.

mären Plakulaform ableitet. Indem Bütschli den Ausgangspunkt früherer Betrachtungen — die kugelige Flagellatencolonie — verlässt, acceptirt er als Grundform eine goniumartige einschichtige Platte, die ich der Bequemlichkeit wegen fernerhin als Proplakula bezeichnen werde. „Demgemäss scheint es mir annehmbar — sagt Bütschli (p. 419) — dass der zweischichtige Zustand zunächst bei einer Protozoencolonie eintrat, deren Zellen in einer Ebene zur Bildung einer einschichtigen Tafel nebeneinander gereiht waren. Indem sämmtliche Zellen sich parallel der Tafelfläche theilten, entstand zunächst eine zweischichtige Platte, deren beide Zellschichten vielleicht noch keinerlei Differenzirung zeigten. Wir wollen der leichteren Verständigung wegen, und weil dies seither ähnlich gehalten wurde, diesem Stadium der zweischichtigen Platte den Namen Plakula beilegen.“ Während sich eine solche Plakula, unter Annahme einer Schlauchform in Gastrula verwandelte, entstand aus der Proplakula in Folge einer secundär verspäteten Zelltheilung eine Delaminationsblastula. Als Postulat einer solchen Annahme erscheint eine principielle Verschiedenheit von Blastulaformen, welche entweder als aufgeblasene Plakulae oder als kugelförmig gewordene Proplakulae angesehen werden müssen. In der Entwicklungsgeschichte gegenwärtiger Thierformen wird die Plakula, nach Bütschli, von abgeplatteten Blastulastadien des Cucullanus (nach Bütschli), Rhabdonema (nach Götte), Lumbricus, Chiton (nach Kowalevsky), Phoronis, *Ascidia mentula* vertreten, während sie unter ausgebildeten Thieren durch *Trichoplax adhaerens* F. E. Sch. repräsentirt wird. Nun bemerkt aber Bütschli nicht, dass die abgeplatteten Blastulae der von ihm citirten Metazoen, soweit deren Entwicklung bekannt ist, nur in der äusseren Form, nicht aber in wesentlicher morphologischer Beziehung seiner Plakula entsprechen, da bei den ersteren die Zweischichtigkeit durchaus nicht durch „parallel der Tafelfläche“ stattgefundene Theilung, was doch für Plakula die Hauptsache ist, erreicht wird. Bei Phoronis, Ascidia, principiell wohl auch bei anderen citirten Thieren entsteht das plakulaähnliche Stadium durch Abplattung einer früheren, mehr oder weniger blasenförmigen Blastula, und nicht umgekehrt, wie es die Theorie verlangt. Da die letztere die Delamination der Geryoniden, welche durch eine Quertheilung der Blastodermzellen bewerkstelligt wird, mit der Plakula-, resp. Amphiblastulabildung anderer Thiere parallelisirt, so muss bei letzterer ebenfalls eine Quertheilung der Blastomeren erfolgen, was thatsächlich aber entschieden nicht der Fall ist. Die Entodermzellen der plattenförmigen

Blastulae enstehen nicht aus der unmittelbar über ihnen gelegenen Ectodermzellen, sondern aus den neben ihnen liegenden Zellen. So kommen wir zum Schlusse, dass ein Plakulastadium in der Entwicklungsgeschichte heutiger Thiere mit regulärer Furchung gar nicht vorkommt. Noch eher würde man als solches einige Embryonalzustände der Ctenophoren, wo über einer plattenförmigen Entodermanlage eine unterbrochene Ectodermschicht aufgelagert ist,[1]) in Anspruch nehmen, indessen wird wohl kaum Jemand darin ein primäres Stadium erblicken, welches man zur Grundlage für eine morphologische Verallgemeinerung erheben wollte.

Wenn man, auf die Entwicklungsvorgänge zurückgreifend, in der Quertheilung der vier ersten Blastomeren zur Bildung eines achtzelligen Keimes ein vorübergehendes Plakulastadium annehmen wollte, so ist dem entgegenzusetzen, dass damit gar nichts erreicht wäre, da erstens das achtzellige Stadium bei sich delaminirenden Geryoniden ganz demjenigen gleich ist, welches bei Acraspeden mit Invagination bekannt ist, und da zweitens die Delamination durch Quertheilung nicht mehr auf ein Plakulastadium bezogen werden könnte, weil eben dieses Stadium schon viel früher abgelaufen wäre.

Da die Plakula-Theorie nur eine Entodermbildung durch Quertheilung der Proplakula zu erklären vermag, vorausgesetzt, dass ihre Annahme über die Entstehung des Plakulastadiums bei Metazoen mit Invagninationsgastrula richtig wäre, so blieben doch noch solche Erscheinungen von der Theorie unberührt, wo das Entoderm bei dem Vorherrschen einer Längstheilung der Keimzellen durch multipolare oder locale Einwanderung gebildet wird.

Nach der Theorie von Bütschli sollte bei Thieren mit Delamination eine ähnliche Blastulabildung stattfinden, wie man eine solche bei Volvox beobachtet hat, eine Blastulabildung mit einem vorhergehenden Proplakulastadium (goniumähnlich); er glaubt in der That eine solche nach den Angaben Fol's über *Geryonia proboscidalis* bei dieser Meduse annehmen zu können (a. a. O. p. 423). Nun aber ist der sechzehnzellige Keim der Geryoniden schon eine fertige typische Blastula in derselben Weise aus einem achtzelligen Stadium entstanden, wie auch bei Medusen mit anderen Arten der Entodermbildung; der achtzellige Keim hat sich seinerseits durch eine ebensolche

---

[1]) M. vgl. meine vergleichend-embryologischen Studien, 4, in der Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. XLII, 1885, p. 650.

äquatoriale Furchung gebildet, wie bei anderen Medusen und überhaupt bei den meisten Metazoen mit einem äqualen Furchungsprocesse. Unter den letzteren zeigt die meiste Aehnlichkeit mit Volvox (in Bezug auf die einleitenden Blastulastadien) noch am ehesten *Sycandra raphanus* nach F. E. Schulze.[1]) da man bei diesem Schwamme ein plattenförmiges achtzelliges Stadium vorfindet; dies kann aber umsoweniger für die Plakula-Theorie verwendet werden, als sich gerade Sycandra bekanntlich durch eine Invaginationsgastrula auszeichnet.

Die Frage über die Morphologie des interessanten *Trichoplax adhaerens* F. E. Sch.[2]) und dessen Beziehungen zur Plakulaform lässt sich zur Zeit nicht ernstlich discutiren. Man kann nicht einmal annäherungsweise bestimmen, was für eine Bedeutung die verschiedenen Gewebschichten des genannten Thierchens besitzen; aus der histologischen Verschiedenheit der Epithelien beider Körperflächen kann man ebensowenig auf eine Verschiedenheit der Keimblätter schliessen, wie etwa bei Spongien, wo dasselbe Keimblatt — Entoderm — als geisselförmiges Kammerepithel und als ganz abgeplattetes Epithel des Sammelraumes, z. B. bei *Oscarella lobularis* (nach K. Heider) erscheint. Die Schwierigkeiten vergrössern sich nicht nur wegen der Unkenntniss der Entwicklungsvorgänge, sondern noch dadurch, dass es keine Anhaltspunkte für die physiologische Bestimmung der Körperschichten von Trichoplax gibt. Dank der Güte der Herren Prof. F. E. Schulze und Claus habe ich Trichoplax im Jahre 1883 in Graz und Wien untersucht, wobei ich die histologischen Befunde des erstgenannten Forschers vollkommen bestätigen konnte; meine Versuche über die Nahrungsaufnahme des Thierchens fielen insofern negativ aus, als das letztere überhaupt nichts zu sich nehmen wollte, so dass es den Anschein gewinnt, als ob Trichoplax ausschliesslich auf eine flüssige Nahrung angewiesen ist.

Bütschli glaubt, dass die Plakula-Theorie auch in physiologischer Beziehung mehr leistet als die übrigen von ihm kritisirten Ansichten. Die von ihm an solche Theorien gestellten Forderungen halte ich für durchaus berechtigt. „Endlich erscheint mir sehr bedeutungsvoll — sagt Bütschli (a. o. O. p. 416) — dass die Veränderungen der angenommenen Formen leicht verständliche und allmälig, nicht sprungweise ge-

[1]) Die Metamorphose von *Sycandra raphanus*, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXI, 1878.

[2]) *Trichoplax adhaerens*, Zoologischer Anzeiger, Jahrg. VI, 1883, p. 92.

schehende, sowie wirklich vortheilhafte seien." „Speciell in letzterer Hinsicht glaube ich — fügt Bütschli hinzu — dass die gleich zu entwickelnde neue Ansicht einige Vortheile vor den seitherigen besitzt." Als es indessen darauf ankommt, das Zustandekommen der Plakula physiologisch zu erklären, so werden keine genügenden Gründe dafür beigebracht. „Leider bin ich jedoch ausser Stande — gesteht Bütschli selbst zu (p. 419, Anm.) — plausible Vortheile für das Eintreten der Zweischichtigkeit der Platte anzuführen."

Wenn wir alles Gesagte über die besprochenen Theorien überblicken, so werden wir einsehen, dass die letzteren keineswegs im Stande sind, die gesammte Summe der bekannten embryologischen Erscheinungen unter einen Gesichtspunkt zu bringen und dass sie ausserdem noch durch Mangelhaftigkeit physiologischer Erklärungen leiden. Es muss deshalb ein anderer Ausweg gefunden werden. Bei Gelegenheit meiner spongiologischen Untersuchungen [1]) habe ich sehr vorsichtig einige Bemerkungen gemacht, welche nach meiner Meinung mit den an niederen Metazoen gewonnenen Ergebnissen über Entodermbildung harmonirten und zugleich mit den bekannt gewordenen Erscheinungen der intracellulären Verdauung in Einklang gebracht werden konnten. Ich glaubte, dass das Entoderm zuerst nicht als ein schlauchförmiger Magen mit einer terminalen Oeffnung, wie man solche bei Gastrula findet, auftrat, sondern, dass diese Gebilde einen langen historischen Process hinter sich haben, welcher in der Bildung eines soliden, intracellulär verdauenden Parenchyms documentirt wird. Das letztere trat auch nicht auf einmal, sondern stufenweise auf, wobei die oberflächlichen Blastodermzellen in's Innere des Blastocoels einwanderten. Es entstand schliesslich eine zweischichtige Parenchymella, die sich unter Verkürzung der Embryonalvorgänge und mit der fortschreitenden Differenzirung des Verdauungsapparates in eine Gastrula verwandelte. Bei der Unmöglichkeit, mich damals (im Jahre 1879) auf irgendwelche höher differenzirte Flagellatenform mit thierischer Nahrungsaufnahme zu berufen, suchte ich einige Anhaltspunkte in der Fortpflanzungsgeschichte von Volvox zu gewinnen und setzte noch Folgendes hinzu: „Es wäre meiner Meinung nach zeitgemäss, nach solchen niederen Wesen zu suchen, wo die Nährzellen etwa nach der

[1]) Spongiologische Studien, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXII, 1879, p. 374. Dieselben Ansichten habe ich bereits im Jahre 1877 in drei russisch geschriebenen Aufsätzen in den Schriften der neurussischen Gesellschaft der Naturforscher, Bd. V, ausgesprochen.

Nahrungsaufnahme ihre gewöhnliche Stätte verliessen, um aus der äusseren Oberfläche der „Colonie" in deren Innenhöhle einzudringen (a. a. O. p. 382)." Kurz darauf (Juli 1880) entdeckte Saville Kent[1]) eine höchst interessante coloniale Flagellatenform, die er als *Protospongia Häckelii* in die Wissenschaft einführte. Von den zuerst regelmässig zusammengeordneten und oberflächlich gelegenen Individuen einer Colonie nehmen einige eine ausgesprochene Amöboidform an (s. Holzschnitt Fig. 1 *a*) und wandern in's Innere der Gallertmasse ein, welche die Mitglieder der Colonie verbindet. Hier bleiben die amöboiden Individuen, um sich zu theilen und weitere Veränderungen zu erleiden, welche S. Kent als Sporulation in

Fig. 1.

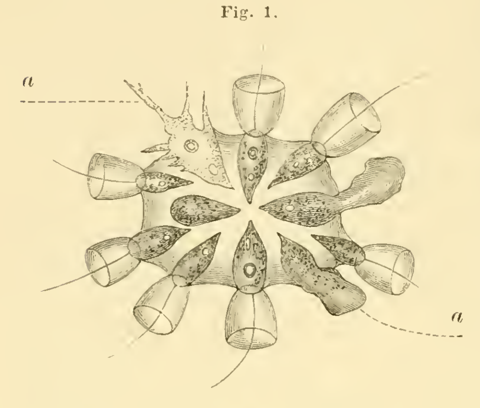
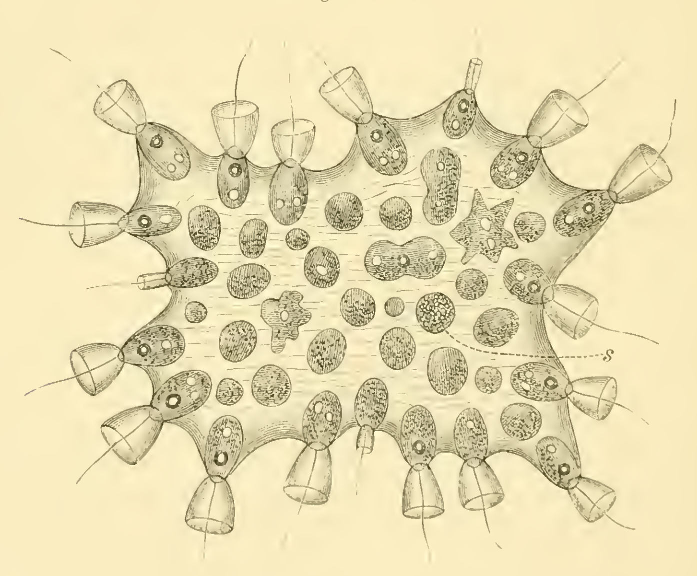


Fig. 2.



Anspruch nimmt (s. Holzschnitt 2, *s*). Ob die Annahme der Amöboidform, respective das Einwandern in die Gallerte in irgend einem Zusammenhange mit den Ernährungsverhältnissen

[1]) A Manual of the Infusoria 1880—1881. Bd. I, p. 363. Atlas, Taf. X, Fig. 20—30.

steht, kann zur Zeit nicht behauptet werden, da die betreffenden Erscheinungen noch ganz unbekannt sind. Angesichts der Thatsache, dass die Sporulation etwas noch Fragliches repräsentirt, möchte ich die Vermuthung aussprechen, ob nicht die zahlreichen, von S. Kent gesehenen Körner entweder Reservestoffe oder direct aufgenommene Nahrungspartikelchen darstellen. Es wäre ausserordentlich interessant, die Gattung Protospongia (auch die zweite von Oxley beschriebene, aus zahlreichen Individuen bestehende Protospongiaform) näher zu untersuchen und gerade die Ernährungs- und Fortpflanzungsverhältnisse genauer zu berücksichtigen. Einstweilen lässt sich annehmen, dass diese Choano-Flagellate bereits zweierlei Individuenformen besitzt (welche natürlich in einander übergehen können): eine geisseltragende und eine amöboide, welch letztere von verschiedenen Punkten der Oberfläche in die gemeinschaftliche Gallertmasse einzudringen vermag. Eine grosse Aehnlichkeit mit gewissen zweischichtigen Spongienlarven (wie z. B. mit der von F. E. Schulze beschriebenen Larve von *Aplysina sulphurea*[1]) lässt sich nicht verkennen, so dass wir in der Differenzirung einer amöboiden Individuenform wohl den ersten Schritt zur Entodermbildung vermuthen dürfen.

Jedenfalls glaube ich, dass die Eigenthümlichkeiten der Protospongia viel leichter mit meiner Ansicht (welche von einigen Autoren als Parenchymellatheorie bezeichnet wurde) als mit sämmtlichen oben besprochenen Theorien anderer Forscher in Uebereinstimmung gebracht werden können. Wie verhält sich aber die Parenchymella-Theorie zu entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen überhaupt und zur oben gelieferten Darstellung der Medusenembryologie insbesondere? Um diese Frage zu erläutern, müssen wir uns zuerst dessen erinnern, was ich über die Fortpflanzungserscheinungen der muthmasslichen Metazoo-Flagellaten *a priori* erschlossen habe. Aus der allgemeinen Verbreitung der drei ersten Furchungen, welche nach drei Dimensionen des Raumes erfolgen (sagittal, frontal, äquatorial) und demnach Quer- und Längstheilungen repräsentiren, habe ich den Schluss gezogen, dass auch die Urahnen der Metazoen sich in diesen verschiedenen Richtungen theilten. Allmälig fixirten sich jedoch die Theilungsrichtungen derart, dass die eine Form vorwiegend oder ausschliesslich sich durch Längstheilungen vermehrte, während die andere, verwandte auch noch den Quertheilungsmodus behielt. Dass ähnliche Er-

[1]) Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. XXX, 1878, p. 416, Taf. XXIV, Fig. 30.

scheinungen thatsächlich möglich sind, beweisen uns die oben angeführten Salpingoeca-Arten. So müssen wir annehmen, dass bei unseren hypothetischen Metazoo-Flagellaten einige ober flächliche Zellen amöboid wurden und in's Innere der Colonie einwanderten, ganz ebenso wie wir es heutzutage bei Protospongia vorfinden, dass aber daneben andere Individuen sich in Querrichtung theilten, wobei der centrale Theilungssprössling in's Innere gelangte, während der peripherische seine oberflächliche Lage behielt. Der Holzschnitt 3 erläutert dieses Verhältniss in schematischer Weise. (Möglich ist es, dass neben Quer- und Längstheilungen noch solche in schiefer Richtung vorkamen, wie wir es gegenwärtig bei einigen Protozoen wahrnehmen.) Entwicklungsgeschichtlich wird dieser zweifache Modus der Entodermzellenbildung durch Einwanderung ganzer Zellen und durch Abschnürung centraler Theilungssprösslinge in dem Falle verwirklicht, wo es, wie z. B. bei *Polyxenia leucostyla*, sich um eine gemischte Delamination handelt. (Holzschnitt 4.) Während nun bei einigen Formen die Quertheilung auf den Vordergrund trat (Holzschnitt 5), herrschte bei anderen die Längstheilung, folg-

Fig. 3.

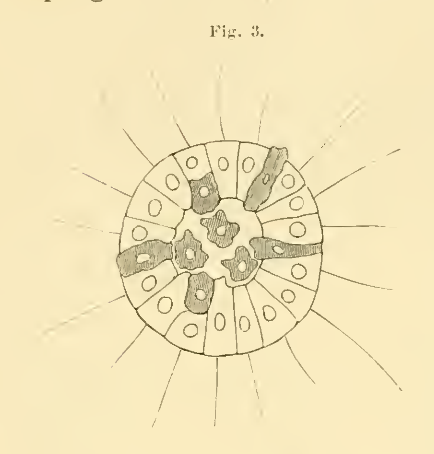


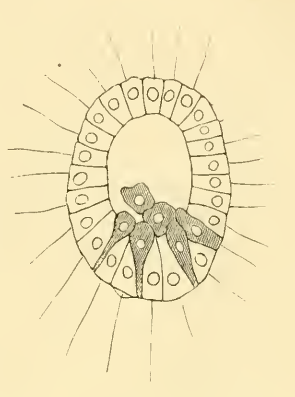
Fig. 4. Fig. 5. Fig. 6.



lich also die Einwanderung ganzer Oberflächenzellen vor. (Holzschnitt 6.) So zweigte sich von der gemischten Delamination einerseits die primäre Delamination, anderseits aber die multipoläre Einwanderung ab. Die secundäre Delamination ist nur als eine leichte Modification der gemischten anzusehen, da sie sich nur durch etwas späteres Auftreten der Unterschiede zwischen beiderlei Zellenarten auszeichnet.

Es muss grundsätzlich angenommen werden, dass die multipoläre Entodermbildung eine ursprünglichere Form als die concentrirte (Holzschn. 7) repräsentirt, denn die umgekehrte Annahme stösst auf zu starke Hindernisse, wie wir es oben schon gesehen haben. Der Uebergang von einer multipolären zur hypotropen Einwanderung lässt sich dagegen leicht vorstellen, zumal die letztere vorzugsweise bei den stark beweglichen Blastulalarven vorkommt, während die erstere bei unbeweglichen oder wenig beweglichen Embryonen beobachtet wird. Bei der Besprechung der Entodermbildung metagenetischer Medusen habe ich hervorgehoben, dass die Längstheilung weitaus die Regel darstellt, die Quertheilung dagegen als eine sehr seltene Ausnahme vorkommt.

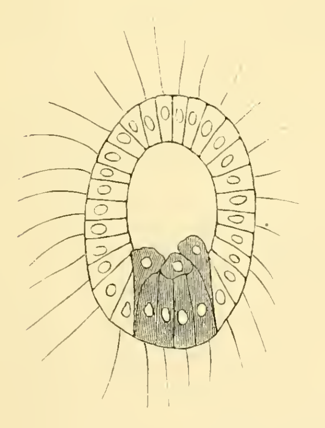
Fig. 7.

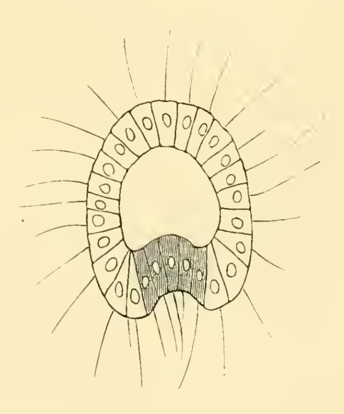


Wenn die concentrirte Einwanderung ohne Mühe aus der multipolären abgeleitet werden kann, so ist es auf der anderen Seite nicht schwer, die Invagination auf die erstere zurückzuführen. Wir haben im dritten Capitel gesehen, dass die Entodermbildung von *Laodice cruciata* sich dadurch von dem-



Fig. 8. Fig. 9.





selben Vorgange anderer metagenetischer Craspedoten unterscheidet, dass sich am hinteren Pole der Blastulalarve eine Reihe durchsichtiger Zellen auszeichnet (Taf. IV, Fig. 24—28), welche indessen nicht alle auf einmal, sondern wie gewöhnlich allmälig in das Blastocoel hineinrücken (Holzschn. 8). Es bildet sich daraufhin ein parenchymartiges Entoderm, welches nachträglich eine Höhle

bekommt, wobei auch das Entoderm einen epithelartigen Charakter erhält. Das Ausgangsstadium mit durchsichtigen Zellen zeigt eine auffallende Aehnlichkeit mit einem Blastulastadium von *Nausithoë marginata*, welches sich ebenfalls durch eine Differenz der hypotropen Zellenreihe (Taf. X, Fig. 12) auszeichnet; wenn wir eine weitere Verkürzung des Entwicklungsganges annehmen, so können wir leicht denken, dass die oberflächlich differenzirten Entodermzellen, anstatt einzeln einzuwandern, sich gemeinschaftlich einstülpen und auf directerem Wege eine Entodermhöhle zu Stande bringen (Fig. 9). Nachdem die zuerst differenzirten Zellen sich invaginirt haben, geht dieser Process auch auf benachbarte Blastodermelemente über, weshalb der eingestülpte Sack allmälig grösser wird. Der dabei denkbare, weitere Verkürzungsprocess wird bei Medusen nicht mehr verwirklicht; er lässt sich als eine noch vorzeitigere Differenzirung der Entodermzellen annehmen, so dass schon an der Blastula sämmtliche sich einzustülpenden Zellen als besondere Elemente unterschieden werden können. Als Folge einer solchen Verkürzung müssen unter Anderem auch plattenförmige Blastulae mit zwei ungefähr gleich grossen Keimschichten (wie z B. bei Lumbricus, Ascidien etc.) angesehen werden. Dass die weiteren Fortschritte in der frühzeitigen Differenzirung des Entoderms zur Amphiblastula führen, sich dann schon während des Furchungsprocesses bemerklich machen und schliesslich in der Structur des Eies ausgeprägt werden können, bedarf wohl keiner weitläufigen Erörterung.

Wenn die Amphigastrula als Folge einer embryonalen frühzeitigen Differenzirung aus einer Archigastrula entstehen kann, wie es seit Kowalevsky (Euaxes) allgemein angenommen wird, so ist es auf der anderen Seite nicht zu bestreiten, dass eine ähnliche Form auch durch inäquale Furchung aus einer gemischten Delamination hervorgerufen werden kann, wie wir es an dem Beispiele der *Polyxenia leucostyla* gesehen haben. Der letztgenannte Fall belehrt uns somit, dass Amphigastrulae auf zwei verschiedenen Wegen aus zwei differenten Ausgangsstadien hervorgehen können und beweist uns folglich die Polyphylie der genannten Embryonalform.

Vom geschilderten Standpunkte muss das Entoderm als eine Summe von Zellen angesehen werden, welche ursprünglich sich von der Blastula durch Einwanderung oder Abtrennung gebildet und zu einem verschiedenartig entwickelten Haufen amöboider Elemente zusammengelagert haben. Die Gastralhöhle, sowie die Mundöffnung müssen als spätere Erwerbungen

betrachtet werden, welche sich mit Hilfe der embryonalen Verkürzung fixirt und zur definitiven Gastrulabildung geführt haben.

Balfour,[1]) welcher sich gegen die Parenchymella-Theorie ausgesprochen hat, gesteht doch selbst zu, dass dieselbe „ganz gut im Einklang mit der Ontogenie der niederen Hydrozoen steht“. Jetzt, wo wir eine reichlichere Anzahl Thatsachen erfahren haben, tritt dieser Einklang noch deutlicher hervor. Wenn aber Balfour sagt, dass der von der Parenchymella-Theorie postulirte Uebergang von Protozoen in den Metazoenzustand ihm „an sich sehr unwahrscheinlich vorkommt“, so kann ich seiner Kritik nicht erwidern, da er seine Behauptung aufstellt, ohne sie nur einigermassen zu unterstützen. Viel präciser sind die Einwände Bütschli's, welche sich jedoch ausschliesslich auf die physiologische Seite der Frage beziehen. Nachdem er meine Ansicht in kurzen Zügen geschildert hat, fügte er folgende kritische Bemerkungen hinzu (a. a. O. p. 418): „Mir scheint aber, dass die Einwanderung der besonders mit der Nahrungsaufnahme betrauten Entodermzellen nicht als Vortheil betrachtet werden kann. Ohne die gleichzeitige und wie in der Lankester'schen Hypothese unverständliche und nicht motivirte Bildung einer Mundöffnung würde die Einwanderung der Entodermzellen meiner Auffassung nach nur unvortheilhaft gewesen sein, weil sie sich ja, sozusagen, selbst einen Riegel vorgeschoben hätten.“ Als ich meine Einwanderungs-Theorie der Entodermbildung schilderte,[2]) bezog ich mich schon auf Volvox, bei welchem sich die Fortpflanzungsindividuen von der Oberfläche der Colonie in deren Innenhöhle begeben.

Jetzt kann ich noch als Beweis die Einwanderung der Individuen bei Protospongia herbeiziehen, welche gewiss nicht ohne Vortheil für das Gesammtleben der Colonie besteht. Ausserdem lassen sich noch apriorische Betrachtungen anführen. Zwischen den Individuen einer Flagellatencolonie musste zuerst eine Ungleichheit entstanden sein, welche dann zur weiteren Differenzirung führen musste: während einige Individuen sich mehr für die Nahrungsaufnahme befähigt erwiesen, waren andere besser für die Locomotion und Herbeischaffung der Nahrung eingerichtet. Bei beweglichen Colonien musste es von grossem Vortheil sein, dass die mehr mit Nahrungskörpern überladenen und deshalb schwereren Individuen nicht an der Peripherie blieben, sondern möglichst nahe dem Centrum gerückt wären.

---

[1]) Handb. d. vergleich. Embryol. II, p. 308.

[2]) Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXII, p. 382.

Ein anderer Vortheil musste noch in dem Falle entstehen, wenn die gefrässigeren Individuen in den Stand gesetzt wären, ihr Geschäft möglichst vollkommen zu besorgen. Nun wissen wir aber, dass mehrere Flagellaten aus einem monadenartigen in einen amöboiden Zustand übergehen, in welchem sie gerade Nahrung aufnehmen. Ich erlaube mir, mich auf die Darstellung Bütschli's [1]) zu beziehen. „Bei zahlreichen Monadinen finden wir eine Localisirung der Nahrungsaufnahme auf eine bestimmte Mundstelle, welche fast stets an der Geisselbasis gelegen ist. Wenn wir auch an dieser Thatsache . . . . nicht zu zweifeln berechtigt sind, so lässt sich andererseits nicht in Abrede stellen dass gewisse hiehergehörige Formen, bei welchen der gelegentliche Uebergang in einen sarkodinenartigen Zustand beobachtet wurde, während dieses ihre Nahrung auch an anderen Körperstellen aufzunehmen vermögen." Es ist ferner leicht denkbar, dass die gefrässigeren Individuen sich auch häufiger vermehrten, so dass ein gewisser Zusammenhang zwischen intensiverer Nahrungsaufnahme und Fortpflanzung sich herausbilden konnte. Noch ein anderer Grund für das Zustandekommen einer Einwanderung lässt sich in der Unmöglichkeit einer oberflächlichen Ausdehnung einer Colonie über gewisse Grenzen hinaus erblicken, was namentlich für schwimmende Colonien von grosser Bedeutung sein musste. Da die Individuenzunahme eine erhöhte Thätigkeit ermöglichte, so war es gewiss von Nutzen, wenn solche Zellen, welche keinen Platz auf der Oberfläche mehr fanden, sich an die Existenz im Innern der Colonie anpassten. Längere Zeit waren die Individuen eines Stockes wahrscheinlich nur in quantitativer Beziehung von einander verschieden: die locomotorischen Zellen schafften durch Geisselbewegung auch Nahrungskörper herbei und nahmen die kleineren Partikelchen theilweise selbst auf, da wir auch heutigentags bei einigen Coelenteraten eine gelegentliche Nahrungsaufnahme durch Ectodermzellen wahrnehmen. [2]) Die inneren amöboiden Individuen waren dagegen befähigt, auch grössere Körper aufzufressen, welche durch die Locomotoren nicht bewältigt werden könnten. Wahrscheinlich gelangten dabei erstgenannte Individuen bis nahe an die Peripherie und bemächtigten sich der auf dieselbe herbeigezogenen Körper durch die zahlreichen Poren der oberflächlichen Schicht. Als analoge Erscheinungen kann ich die Aufnahme fremder Körper durch amöboide Zellen überwinternder

[1]) Protozoa in Bronn's Classen u. Ordnungen, 2. Auflage, p. 695.

[2]) Untersuchungen üb. d. intracelluläre Verdauung, in Arbeiten des zool. Instit. zu Wien. Bd. V, 1883, p. 142.

Halisarca pontica, welche ihre Geisselröhren verloren haben,[1]) und eine ebensolche Aufnahme durch Mesodermzellen vieler niederer Thiere anführen. Allmälig machte die Differenzirung in angeschlagener Richtung grössere Fortschritte; die locomotorischen Zellen verloren mehr oder weniger ihre nahrungsaufnehmende Function, welche sich in den amöboiden Phagocyten concentrirte; die gelegentlichen feinsten Poren zwischen den ersteren konnten sich vergrössern und zu ähnlichen Mündungen ausbilden, wie sie auf der Spongienoberfläche so zahlreich vorkommen. Unter zunehmender Individualität der Colonie (Individuen zweiter Ordnung) differenzirten sich die oberflächlichen Individuen zu einem Ectoderm, oder Kynoblast, während sich die amöboiden inneren Individuen zu einem Phagocytoblast (Parenchym oder Meso-Entoderm) vereinigten. Die Zellen des letzteren, zur Zeit als es ihnen unmöglich wurde, einzelne grössere Nahrungskörper zu bewältigen, bildeten Plasmodien, ähnlich wie auch heutigentags solche im Entoderm der Siphonophoren oder im Mesoderm so vieler Thiere um grössere Fremdkörper entstehen. Bei erhöhter Thätigkeit des mit zwei Primitivorganen ausgestatteten Metazoons musste das Nahrungsbedürfniss vollkommen befriedigt werden, wozu grössere pflanzliche und thierische Organismen aufgefressen werden mussten. Um das letztere zu ermöglichen, mussten auch eine oder mehrere grössere Eingangsöffnungen entstehen, welche zur Mundbildung führen konnten.

Für die geschilderte Differenzirung ursprünglich gleichartiger Individuen in Locomotoren und Phagocyten kann ich noch folgende Analoga anführen: Bei niederen Coelenteraten, wie Hydropolypen, Polypen, einige Medusen (z. B. Oceania, Phialidium, Cunina) ist die gesammte Entodermalwand des Gastrovascularsystems gleich befähigt, Nahrungskörper durch intracelluläre Aufnahme aufzufressen; sämmtliche Entodermzellen erscheinen somit als Phagocyten und auch als Locomotoren, in den Fällen, wo sie mit Geisseln ausgerüstet sind. Bei anderen Coelenteraten, wie z. B. bei Aglaura unter Craspedoten, bei Siphonophoren und Ctenophoren differenzirt sich dagegen das Entoderm in amöboide Epithelzellen, welche allein Nahrung auffressen, und in Geisselepithelzellen, welche zur Unterhaltung der Strömung dienen, dafür aber keine Fremdkörper aufzunehmen im Stande sind. Bei Spongien sehen wir eine ganz ähnliche Erscheinung: bei vielen Repräsentanten

[1]) Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. XXXII, p. 375.

wirken die Geisselzellen des Entoderms als Phagocyten, während bei einigen Silicispongien diese Rolle ausschliesslich auf amöboide Zellen übergeht, da die Entodermgeisselzellen nur zur Fortbewegung des Wasserstromes dienen.

Dass die Auswanderung der Individuen aus der Oberfläche der Colonie in deren Innenraum (welcher wahrscheinlich von einer gallertartigen Substanz erfüllt wurde) eine Quertheilung anderer Individuen nicht auszuschliessen brauchte, versteht sich wohl von selbst, ebenso wie der Umstand, dass bei eingetretener Differenzirung der oberflächliche Theilungssprössling an Ort und Stelle bleiben konnte, während der centrale Sprössling als Phagocyt im Innern fortblieb.

Die Uebergangsform zwischen Flagellaten und Metazoen, aus welchen die letzteren abzuleiten sind, habe ich früher als Parenchymella bezeichnet. Jetzt möchte ich diesen Namen in *Phagocytella* umtaufen, da der letztere auf eine sehr charakteristische Eigenschaft der betreffenden Form hindeutet. Einstweilen lässt sich vermuthen, dass die Phagocytella zwei Primitivorgane, ein Kynoblast und ein Phagocytoblast besass, welche beide jedoch noch nicht so scharf von einander abgesondert waren, wie die Keimblätter der meisten Metazoen; wahrscheinlich dauerte die Recrutirung des Phagocytoblastes durch einwandernde Kynoblastzellen noch längere Zeit fort. In entwicklungsgeschichtlicher Beziehung lässt sich soviel sagen, dass die Eier der Phagocytella (eine sexuelle Fortpflanzung musste sie schon erlangt haben) einer äqualen Furchung unterworfen wurden, wobei sich die Blastomeren nach drei Dimensionen des Raumes theilten, dass frühzeitig ein Blastocoel entstand, welcher sich dann allmälig durch Einwanderung ganzer Zellen und durch Abtrennung centraler Theilungssprösslinge anfüllte.

Die Phagocytella-Theorie stimmt mit unseren morphologischen und physiologischen Erfahrungen an Spongien überein, wie sie auch auf Grund spongiologischer Untersuchungen zuerst entstanden ist. Die Embryologie verschiedener Schwämme zeigt uns eine Mannigfaltigkeit, welche diejenige der Medusen fast noch übertrifft; wenn sie aber bis jetzt noch lange nicht hinreichend untersucht ist, so lässt sich doch schon behaupten, dass im Entwicklungsgange dieses Thiertypus sowohl Einwanderungsvorgänge als auch Delamination und Gastrulation vorkommen. Im Ganzen passt also das oben für Medusenembryologie Gesagte auch für die Zusammenstellung verschiedener Arten der Entodermbildung bei Spongien. Die Primitivorgane der letzteren haben sich auf einem verhältnissmässig

ursprünglichen Zustande erhalten, so dass die Unterbringung der Schichten des Spongienkörpers in das Keimblätterschema die grössten Schwierigkeiten darbietet, wie ich das selbst oftmals empfunden habe. Da das „Entoderm" oft in das „Mesoderm" übergeht, so dass die beiden Bildungen sich in einem intimsten Zusammenhange befinden,[1]) so glaube ich, dass die beiden Schichten zusammen als ein Phagocytoblast aufgefasst werden müssen. Dass die denselben bildenden Zellen nicht alle auf einmal entstehen, sondern oft durch nachträgliche Einwanderung aus dem Ectoderm hinzukommen (z. B. bei Halisarca), hindert unsere Auffassung nicht im Geringsten. Die Organisation der Spongien bietet uns überhaupt nichts Derartiges, worauf man mit Balfour und Bütschli ihre Abtrennung von übrigen Metazoen rechtfertigen konnte, so dass ich mich in dieser Beziehung vollkommen an die Seite der meisten Spongiologen und namentlich K. Heider's[2]) anschliessen kann. Das Fehlen einer Mundöffnung, resp. das Vorhandensein mehrerer Eingangsporen können als bedeutungsvolle Unterschiede nur dann gelten, wenn man diesen Bildungen eine unrichtige genealogische Bedeutung zuschreibt; vom Standpunkte der Phagocytella-Theorie sind die bezeichneten Eigenthümlichkeiten des Schwammkörpers dagegen leicht erklärlich. Die prävalirende Rolle der amöboiden Zellen bei der Nahrungsaufnahme wäre nur in dem Falle sonderbar, wenn wir bei Spongien von einem differenzirten Mesoderm sprechen dürften; da dieselben indessen noch ein Phagocytoblast besitzen, welches als gemeinschaftliche Anlage des Ento- und Mesoderms betrachtet werden muss, so erscheint die bezeichnete Thatsache im Gegentheil recht einfach.

Nachdem ich meine Ansichten in allgemeinen Umrissen in „Spongiologischen Studien" auseinandersetzte,[3]) kam Balfour schon im nächsten Jahre zu Schlussfolgerungen über Coelen-

---

[1]) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXII, p. 374.

[2]) Oscarella lobularis a. a. O. p. 56.

[3]) Schon in meiner Arbeit über die Verdauungsorgane der Süsswasserturbellarien (in den Schriften d. neurussischen Naturforschergesellschaft Bd. V, 1877) sagte ich Folgendes: „Wenn die Turbellarien ihrem Wesen nach echte Parenchymatiker sind, so stellt es sich heraus, dass in dieser Beziehung eine grundlegende Aehnlichkeit zwischen niederen Repräsentanten von zwei Ausgangstypen vielzelliger Thiere (Coelenterata u. Vermes), d. h. zwischen Spongien und Turbellarien besteht. Wenn wir die Larven der ersteren (namentlich die von O. Schmidt beschriebenen Amorphinalarven) mit niederen Turbellarien vergleichen, so kann man vermuthen, dass die beiden genannten Classen durch eine viel innigere Verwandtschaft miteinander verknüpft sind, als es bisher angenommen wurde.

teraten-Entwicklung, welche mit den Grundsätzen der Phagocytella-Theorie ganz gut übereinstimmen. „So paradox es auch scheinen mag — sagt der englische Embryolog [1]) — so halte ich es doch nicht für unmöglich, dass die Coelenteraten in der That einen Vorfahren besassen, bei welchem der Verdauungscanal physiologisch durch eine solide Masse von amöboiden Zellen vertreten war. Dieser Vorfahre war vielleicht ausserdem auch noch den Turbellarien gemeinsam.“ Es ist sehr auffallend, dass bei dieser Anschauungsweise Balfour sich so entschieden auf die Seite der Gastraea-Theorie hinneigte und die Parenchymella-Theorie an und für sich für unwahrscheinlich hielt. Neuerdings hat Götte [2]) die Ansicht über die nahe Verwandtschaft der Stammformen von Coelenteraten und Turbellarien (Acoela), sowie über die parenchymartige Beschaffenheit des Entoderms bei ursprünglicheren Metazoen wiederholt, ohne sich übrigens auf Balfour oder auf mich berufen zu haben. Jedenfalls kann man daraus sehen, dass die Anzahl der Forscher, welche sich genöthigt fühlen einen phagocytellaähnlichen Zustand zu postuliren, allmälig zunimmt. Obwohl die neuesten Untersuchungen über die Anatomie der Acoela (von Kleinenberg, Pereyaslawzew, Yves Delage, und mir selbst) die Behauptung Graff's von einer Abwesenheit des Mesoderms und Nervensystems bei diesen Turbellarien berichtigen, so bleibt doch die Thatsache bestehen, dass die Verdauungsorgane der Acoela einen sehr ursprünglichen Charakter behalten. Wenn es neuerdings behauptet wurde, dass die genannten Würmer eine deutliche Verdauungshöhle besitzen, so muss ich dem gegenüber erwidern, dass die echten Acoela ein Entodermplasmodium aufweisen, in welchem verschieden grosse Vacuolen enthalten sind, welche eine besondere Verdauungshöhle vortäuschen können. Ich habe diese Verhältnisse am besten bei einer schönen durchsichtigen pelagischen Form von Messina untersucht (wo sie auch mehrmals von Kleinenberg erforscht wurde) und mich von der Richtigkeit obiger Angaben vollkommen überzeugt. Aus den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen des Fräulein Pereyaslawzew [3]) und Repiachoff [4]) scheint hervorzugehen, dass nach der Furchung bei den von ihnen beobachteten Acoela ein Gastrulastadium auftritt; der letztgenannte Autor [5]) zieht daraus die Schluss-

[1]) Handb. d. vgl. Embryologie 1880. I, p. 172.

[2]) Abhandlungen z. Entwicklungsgeschichte d. Thiere. II, 1884, p. 184 u. a.

[3]) Sur le développement des Turbellaries, Zool. Anzeig. VIII, 1885, N. 194, p. 269.

[4]) Ibid. p. 272.

[5]) In seiner russischen Dissertation über Dinophilus. Odessa 1886, p. 47.

folgerung, dass die Acoela rückgebildete Würmer repräsentiren. Ich möchte dem gegenüber erwidern, dass eine Gastrulabildung durchaus nicht unbedingt als ein genealogisch primärer Vorgang zu betrachten ist; wir haben ja in der Embryologie der Medusen gesehen, wie die Gastrula polyphyletisch (einmal als Archigastrula von Nausithoë und Pelagia, das andere Mal als epibolische Gastrula bei *Polyxenia leucostyla*) aus verschiedenen ursprünglicheren Bildungsarten entstehen kann, so dass deren Zustandekommen im Laufe der Entwicklung als secundäre embryonale Anpassung leicht gedacht werden kann. Uebrigens muss ich bemerken, dass ein endgiltiges Urtheil über Acoelengastrula erst nach der ausführlichen Publication der Arbeiten des Frl. Pereyaslawzew und Repiachoff geäussert werden darf.

Da nach der entwickelten Ansicht Gastrulaformen unabhängig im Laufe der embryologischen Entwicklung entstehen können, so lassen sich viele Schwierigkeiten der Gastraea-Theorie von unserem Standpunkte überwinden oder gänzlich umgehen. Ich verweise in dieser Beziehung auf meine „Vergl.-embryologischen Studien",[1] wo ich diese Seite der Frage nach Kräften behandelt habe. In den letzten Jahren haben Blochmann[2] und Sedgwick[3] die Gastraea-Theorie durch die Wiederaufnahme der Behauptung, dass Mund und After sich beide aus einem schlitzförmigen Blastopor herausgebildet haben, zu retten gesucht. Sie verweisen dabei auf die Untersuchungen Balfour's an Peripatus und auf die Wahrnehmungen an Aplysia und anderen Gasteropoden und glauben, dass ein Mund und After liefernder schlitzförmiger Blastopor auch für sämmtliche Metazoen principiell angenommen werden kann. Die Hauptschwierigkeit der Gastraea-Theorie wird aber dadurch nicht gelöst, denn von dem geschilderten Standpunkte müssen die radiär gebauten Gastrulae der Echinodermen, Pilidium und Polygordius als secundär stark modificirte Larvenformen, während die Embryonen der Gasteropoden, Peripatus, Insecten und Würmer mit schlitzförmigem Blastopor als primäre Gastrulationszustände aufgefasst werden. Aus demselben Grunde müssen reguläre Blastulae zuerst genannter Thiere als modificirte Abkömmlinge der nahrungsdotterreichen Amphiblastulae anderer Formen angesehen werden.

---

[1]) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVII, 1882, p. 286.

[2]) Beiträge z. Kenntn. d. Entw. d. Gasteropoden, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII, 1883, p. 406.

[3]) On the Origin of metamerie Segmentation etc. Studies from the Morphological Laboratory in the Univ. of Cambridge. Vol. II, Part. I, 1884, p. 82.

In der Genealogie des Afters, welche durch die eben citirte Theorie nicht genügend erklärt werden kann, können wir ähnliche Stufen erblicken, wie wir sie bei der Ausbildung des Mundes angenommen haben. Bei niederen Metazoen sehen wir zwei (Ctenophoren) oder mehrere Oeffnungen zum Austritt der Excretionsstoffe entstehen, ähnlich wie bei Spongien zahlreiche Eingangsmündungen vorhanden sind. Bei einigen Lafoeidenmedusen (Aequoraea, Tima) befinden sich die zahlreichen Excretionsöffnungen des Gastrovascularsystems auf besonderen Papillen; einige Polycladen besitzen ähnliche Excretionsmündungen an verschiedenen Körperstellen. Bei Cycloporus beobachtete Lang [1]) das Ausstossen der Flüssigkeitstropfen mit verschiedenartig gefärbten Concretionen durch solche Oeffnungen des Verdauungsapparates. Dieser Befund gewinnt noch mehr an Bedeutung, weil die Polycladen ausserdem noch ein besonderes Excretionssystem besitzen.

Während sich ein Theil des Phagocytoblastes zum Entoderm ausbildete, in welchem die ursprünglichen Amöboidzellen allmälig einen epithelialen Charakter annahmen, lieferte ein anderer Theil desselben Primitivorganes das Mesoderm. Ursprünglich erschien das letztere in Form vereinzelter Wanderzellen, welche ebenso wie früher als Phagocyten wirkten. Derartige Verhältnisse finden wir bei vielen Coelenteraten (wo indessen in einigen Fällen noch Wanderzellen aus dem Ectoderm hinzukommen, wie z. B. bei Corallen nach Kowalevsky und Marion), bei Echinodermen, vielen Würmern etc. Es erweist sich somit eine gewisse Homodynamie in der Mesodermbildung, da sie zu verschiedenen Malen durch Zelleneinwanderung zu Stande kommen kann. Während das ganze Mesoderm oder nur ein Theil davon beharrlich den ursprünglichen Phagocytoblastzustand behalten, kommt es bei verschiedenen Thieren noch zur Bildung besonderer Mesodermsäcke, welche sich vom Entoderm ablösen und deren Zellenwandungen mehr oder weniger ihre Rolle als Phagocyten verlieren. Solche Verhältnisse lassen sich bei Ambulacrarien und Wirbelthieren constatiren. Bei anderen Thieren mit einem einfacheren Entwicklungsgange, wie z. B. bei Würmern, Mollusken und vielen Arthropoden, hat man vergeblich nach solchen Mesodermsäcken gesucht, so dass es möglich ist, dass bei ihnen das ganze Mesoderm aus dem ursprünglichen Phagocytoblast, ohne Antheil eigentlicher Entodermsäcke, aber vielleicht mit Hilfe des Ectoderms ent-

---

[1]) Die Polycladen (Fauna u. Flora d. Golfes von Neapel), 1884, p. 158.

standen ist. In solchen Fällen konnte das Mesoderm sich nachträglich in eine Somatopleura und eine Splanchropleura differenziren, ohne ein sackförmiges Stadium zu durchlaufen. Bei Arthropoden mit einem grossem Nahrungsdotter beginnt das Mesoderm sehr frühzeitig zu functioniren, indem dessen Zellen die Dotterkörnchen auffressen und weiter verarbeiten. Unter solchen Umständen ist es erklärlich, dass man bis in die neueste Zeit das Mesoderm oft für Entoderm gehalten hat. In Abhängigkeit vom Phagocytoblast, zum Theil auch vom Kynoblast entstanden, emancipirt sich doch das Mesoderm früher, (z. B. bei Ctenophoren) oder später als ein besonderes Keimblatt, welches in der embryonalen Entwicklung eine wichtige Rolle spielt. Im Gegensatz zu den Autoren, welche das Mesoderm aus Geschlechtsorganen oder Muskeln entstanden denken, glaube ich, dass dasselbe als ein Abschnitt des Phagocytoblastes, gleich dem letzteren eine Rolle bei der Nahrungsaufnahme, resp. der Resorption spielte. Ueber die Bedeutung der mesodermalen Phagocyten bei physiologischen und pathologischen Vorgängen, sowie über die Morphologie des Mesoderms habe ich mich in anderen Arbeiten ausgesprochen,[1]) so dass ich, um Wiederholungen zu vermeiden, auf die letzteren verweisen kann.

Zum Schlusse will ich noch bemerken, dass eine möglichste Aufklärung über die Urzustände der Metazoen unentbehrlich ist, um eine Basis für die vergleichende Morphologie zu gewinnen; so lange aber die antigenealogische Richtung in der Keimblätterfrage betreten wird, werden gerade wichtigere Fragen die unüberwindlichsten Schwierigkeiten darbieten. Deshalb glaube ich, dass beim Mangel positiver Kenntnisse, auch hypothetischen Aufbauungen eine gewisse Berechtigung nicht abgesprochen werden darf.

---

[1]) Vergleichend-embryologische Studien, 3—5, Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. XXXVII, 1882, p. 286, u. Bd. XLII, 1885, p. 648. — Untersuchungen üb. die intracelluläre Verdauung bei Wirbellosen. Arbeiten des zool. Inst. zu Wien Bd. V, 1883, p. 147. — Untersuch. üb. die mesodermalen Plagocyten einiger Wirbelthiere, Biolog. Centralbl. Bd. III, 1883, p. 560. — Ueb. eine Sprosspilzkrankheit der Daphnien, Virchow's Archiv, Bd. XCVI, 1884, p. 177. — Ueber die Beziehung der Phagocyten zu Milzbrandbacillen, Ibid. XCVII 1884, p. 502.

Druck von Ch. Reisser & M. Werthner.







Druck von Ch. Reisser & M. Werthner.